

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

MUSEU NACIONAL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**MORFOLOGIA COMPARADA DO ESTÔMAGO E DA JUNÇÃO
GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA
PHYLLOSTOMIDAE (MAMMALIA, CHIROPTERA)**

Andréa Melo da Silva Rozensztranch

Volume I (Tese)

Rio de Janeiro

2004

Zoologia/MN 347 v.1

**MORFOLOGIA COMPARADA DO ESTÔMAGO E DA JUNÇÃO
GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA
PHYLLOSTOMIDAE (MAMMALIA, CHIROPTERA)**

Andréa Melo da Silva Rozensztranch

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles

Rio de Janeiro

Dezembro / 2004

**MORFOLOGIA COMPARADA DO ESTÔMAGO E DA JUNÇÃO
GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA
PHYLLOSTOMIDAE (MAMMALIA, CHIROPTERA)**

Andréa Melo da Silva Rozensztranch

Orientador: Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

Presidente, Prof. Dr. Leandro de O. Salles

Prof. Dra. Mara Ibis Rodrigues Apfel

Prof. Dr. Marcos André Raposo Ferreira

Prof. Dra. Nadja Lima Pinheiro

Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa

**Rio de Janeiro
Dezembro / 2004**

FICHA CATALOGRÁFICA

Rozensztranch, Andréa Melo da Silva

Morfologia comparada do estômago e da junção gastroduodenal de morcegos da família Phyllostomidae (Mammalia, Chiroptera) / Andréa Melo da Silva Rozensztranch. (Rio de Janeiro): UFRJ, MN – 2004.

xix, 527f.: 2v. il.; 30 cm.

Orientador: Leandro de Oliveira Salles

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – UFRJ / Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 2004.

Referências Bibliográficas: f. 168-186.

1. Estômago. 2. Morcego. 3. Phyllostomidae. 4. Junção Gastroduodenal. 5. Morfologia. 6. Histoquímica. 7. Teses. I. Salles, Leandro de Oliveira. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. III. Título.

... *E* se aproxima a noite, a luz crepuscular surge quão rapidamente enquanto o sol se põem no oeste. As sombras tornam-se profundas na floresta... e os quirópteros iniciam seus magníficos vôos em busca de suas fontes de alimentação. Logo a escuridão é completa, e estas criaturas voadoras e silenciosas ficam quase que “invisíveis” a nossa percepção... O parco conhecimento popular permitiu a relação destes espetaculares e admiráveis mamíferos voadores com superstições de várias culturas humanas. Assim, inúmeros folclores e lendas envolvem os morcegos. Na China são tidos como portadores de bons augúrios. Na América Central foram representados como deuses pela civilização Maia (Allen, 1939). Em certas comunidades rurais mexicanas são identificados como bruxas que mordem e chupam o sangue de crianças, ou então como representantes de Lúcifer (Villa, 1966). Na cultura brasileira estão associados, por exemplo, à figura lendária do saci-pererê, além da crença amplamente difundida na qual os morcegos são ratos velhos que criaram asas (Taddei, 1983).

DEDICATÓRIA

Aos meus queridos pais Angenor e Gilda, minha avó Felismina, minha irmã Adriana e ao meu marido Jaime pela amizade, compreensão e incentivo nos momentos mais difíceis. Meus eternos agradecimentos. Amo vocês!

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Professor Dr. Leandro de Oliveira Salles pela hospitalidade, incentivo, debates, revisões desta tese e pela confiança em mim depositada.

Ao Departamento de Vertebrados, Setor de Mastozoologia do Museu Nacional - UFRJ pelo apoio e livre acesso às suas instalações durante o decorrer deste trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Sistemática e Evolução de Mamíferos do Museu Nacional – UFRJ, Patrícia Gonçalves Guedes, Maria Paula de Aguiar Fracasso, Arianna Camardella, Guilherme Carvalho, Maria Fernanda Abreu, Carlos Augusto Caetano, Paulo Rubens Cabral e Bárbara S. Almeida pelo agradável convívio e amizade, e apoio de alguns na captura das amostras utilizadas na tese.

A grande amiga Rafaela Gadelha-Alves pelo carinho e o pronto auxílio durante várias fases da tese, principalmente na parte metodológica e na finalização da tese.

Aos amigos biólogos Leonardo dos Santos Avilla e Érika Aparecida L. Abrantes e Hamilton G. dos Santos pelo auxílio nas coletas e na identificação das espécies.

A Edmilson R. Rego Júnior monitor da disciplina de Histologia e acadêmico do curso de Enfermagem da Faculdade Bezerra de Araújo - FABA pelos desenhos científicos da anatomia interna e externa do estômago dos espécimes estudados.

A Paulo Roberto D. Pinheiro Júnior do MicroCentury Cyber C@fé pelo grande auxílio no tratamento das imagens macroscópicas do Atlas Iconográfico.

Ao Departamento de Histologia e Embriologia da UERJ, todos os seus professores e técnicos pela acolhida e auxílio concedidos durante a elaboração da parte metodológica.

Ao Departamento Farmacologia e Ciências Fisiológicas da UERJ, traduzido pelo Laboratório de Videomicroscopia e Análise de Imagens pela permissão da digitalização das imagens microscópicas apresentadas no Atlas Iconográfico.

À Professora Dra. Mara Ibis Rodrigues Apfel pelo grande incentivo e valiosos comentários para a conclusão deste trabalho.

Ao Professor Dr. Oscar Rocha-Barbosa pelos valiosos comentários nas etapas finais deste trabalho e por ter me iniciado na carreira científica.

Ao Professor Dr. Carlos Alberto Mandarim-de-Lacerda pelos ensinamentos e pela postura científica exemplar e digna de se espelhar, minha grande admiração; e por disponibilizar o seu laboratório quando necessário.

Ao Dr. Anwar Janoo pela tradução de alguns textos em francês e pela revisão do abstract, além do grande apoio e incentivo.

A Stella Franco, técnica do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional por todo auxílio necessário à condução desta tese.

A Jair da Silva, Flávio Langoni e Cláudio Ney S. Ribeiro pelo auxílio na elaboração de imagens.

A Gilson J. Carvalho e Nilma S. Leite e seus familiares, proprietários da Fazenda Providência (Carmo-RJ) pela hospitalidade e apoio logístico durante as expedições em sua propriedade.

A todos os proprietários das áreas rurais/turísticas em que foram realizadas as expedições da Serra da Bodoquena-MS pela hospitalidade e apoio dispensado.

Ao Laboratório de Biodiversidade Molecular do Departamento de Genética (Instituto de Biologia – UFRJ), traduzido pela Professora Dra. Cláudia M. Russo pelo grande auxílio na impressão final da tese.

A Coordenação da Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) pelo empenho em auxiliar aos pós-graduandos.

A Faculdade de Medicina de Petrópolis (FMP), Faculdade Bezerra de Araújo (FABA) e Faculdade Arthur Sá Earp Neto (FASE), traduzido pelos seus Diretores e Coordenadores pelo incentivo e apoio dispensado durante a realização deste trabalho.

A todos que, direta ou indiretamente, colaboraram para a realização deste trabalho, meus eternos agradecimentos.

Andréa M. S. Rozensztranch

MORFOLOGIA COMPARADA DO ESTÔMAGO E DA JUNÇÃO
GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE
(MAMMALIA, CHIROPTERA).

Andréa Melo da Silva Rozensztranch

Orientador: Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles

Resumo da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Um estudo comparativo da morfologia do estômago e da junção do gastroduodenal foi realizado compreendendo 12 gêneros de cinco subfamílias sul-americanas de Phyllostomidae. Foram produzidas seções histológicas de 80 espécimes. Métodos de colorações histológicas e histoquímicas foram empregados. Os preparados histológicos foram examinados e fotomicrografias foram realizadas usando um vídeo-microscópio. Cinco macro-categorias do estômago são propostas a partir das variações macroscópicas identificadas: Hematófaga, Simples-sacular, Sacular, Intermediária-sacular, e Complexa-sacular. Quatro padrões regionais de pregas gástricas (longitudinal e paralelo, ondulado e paralelo, complexo e com interdigitações, e tortuoso e anastomosado) são reconhecidos, assim como dois padrões de esfíncter pilórico. Os resultados histológicos mostram que os tipos celulares típicos das glândulas gástricas variam regionalmente dentro da mucosa e principalmente nas glândulas fúndicas. As glândulas fúndicas de Desmodontinae apresentaram a menor profundidade e número reduzido de células. Três padrões morfológicos das vilosidades intestinais (digitiforme, foliáceo e piramidal) são reconhecidos na junção do gastroduodenal. As glândulas de Brünner estão presentes na submucosa duodenal da junção do gastroduodenal em quase todos os Phyllostomidae, à exceção de *Uroderma* e *Platyrrhinus*. A histoquímica revela diferenças entre a distribuição das glicoproteínas e proteoglicanas na mucosa gástrica. Este é o primeiro estudo detalhado da distribuição e da caracterização das fibras colágenas e elásticas na parede do estômago dos Chiroptera. Avaliações cladísticas das informações contidas no trato digestório de filostomídeos indicam resultados promissores.

Palavras-chave: Estômago, Morcego, Phyllostomidae, Morfologia, Junção gastroduodenal, Histoquímica, Células enteroendócrinas.

Rio de Janeiro
Dezembro de 2004

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE STOMACH AND THE
GASTRODUODENAL JUNCTION IN BATS OF THE FAMILY PHYLLOSTOMIDAE
(MAMMALIA, CHIROPTERA).

Andréa Melo da Silva Rozensztranch

Orientador: Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles

Abstract da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

A comparative morphological study of the stomach and the gastroduodenal junction is undertaken in 12 genera of bats representing five sub-families of the family Phyllostomidae. We dissected and prepared histological sections of the stomach and gastroduodenal junction of 80 microchiropteran specimens. Standard staining and histochemical procedures were employed. Sections were examined under light microscopy and photomicrographies were taken using a video microscope. Line drawings were made for recording gross morphological variations, which indicate that five macro categories are identifiable: Hematophaga, Simple-sacular, Sacular, Intermediate-sacular, and Complex-sacular. We identified four regional gastric patterns of the rugae (longitudinal and parallel, undulated and parallel, complex and interdigitating, and finally tortuous and anastomosed) as well as two pyloric sphincter types. Histological results show that the typical cellular types vary regionally within the gastric mucosae and principally in the fundic glands among genera and between sub-families. The fundic glands of Desmodontinae showed the shallowest depth and the least number of cells. Three patterns of villi morphology (digitiform, foliaceous and pyramidal) are recognized at the gastroduodenal junction. The Brünner's gland is present at the submucosa of the gastroduodenal junction in almost all Phyllostomidae except *Uroderma* and *Platyrrhinus*. The histochemistry demonstrates differences between the distribution of glycoproteins and proteoglycans which can be possibly related to diet representing adaptations to it. This is the first detailed study of the distribution and characterization of elastic and collagenous fibers in the stomach wall. The distribution of the enteroendocrine cells is also described. Cladistic evaluations of the information content of phyllostomid digestive system indicate quite promising results.

Key-words: Stomach, Bat, Phyllostomidae, Morphology, Gastroduodenal Junction, Histochemistry, Enteroendocrine cells.

Rio de Janeiro
Dezembro de 2004

SUMÁRIO

Volume I

1. INTRODUÇÃO	2
1.1. Escopo	2
1.2. História Natural	2
1.3. Taxonomia	4
1.3.1. Ordem Chiroptera	5
1.3.1.1. Família Phyllostomidae	7
1.4. Hábitos Alimentares em Chiroptera	9
1.4.1. Descrição das Categorias Tróficas em Morcegos	9
1.5. Justificativa	14
1.6. Objetivos Gerais e Específicos	15
1.7. O Sistema Digestório de Mamíferos: Histofisiologia	16
1.7.1. Aspectos Gerais do Sistema Digestório de Morcegos	31
1.7.2. O Complexo do Estômago	35
2. REVISÃO DA LITERATURA	38
3. MATERIAL E MÉTODOS	61
3.1. Amostra	61
3.2. Metodologia de Coleta	62
3.3. Preparação das Amostras	64
3.4. Fotomacrografia	65
3.5. Estudo Morfológico	67
3.5.1. Anatomia Macroscópica	67
3.5.2. Microscopia Óptica	67

3.5.2.1. Processamento de Rotina	67
3.5.2.2. Métodos de Coloração	68
3.5.2.3. Fotomicrografia	71
4. RESULTADOS	73
4.1. Estudo Macroscópico	73
4.2. Estudo Microscópico	82
4.2.1. Histologia Comparada	82
4.2.2. Histoquímica Comparada	92
5. DISCUSSÃO	105
6. CONCLUSÕES	163
Apêndice	187

Volume II

Atlas Iconográfico	1 - 339
--------------------------	---------

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

- a- Arteriola
- AB- Alcian Blue
- C- Criptas Gástricas
- Cd- Cárdia
- CI- Camada Muscular Circular Interna
- CL- Criptas de Lieberkühn
- cp- Capilares
- CPi- Constrição Pilórica
- DUO- Duodeno
- ECS- Epitélio Cilíndrico Simples
- Ee- Células Enteroendócrinas
- EEP- Epitélio Estratificado Pavimentoso
- Ep- Esfíncter Pilórico
- Eso- Esôfago
- Est- Estômago
- F- Fundo
- fc- Fibras Colágenas
- FC- Fundo Cego
- fe- Fibras Elásticas
- GB- Glândulas de Brünner
- GC- Glândulas Cárdicas
- GdC- Grande Curvatura
- GF- Glândulas Fúndicas

Gl- Glândulas

GM- Glândulas Mucosas

GP- Glândulas Pilóricas

HCl- Ácido Clorídrico

H-E- Hematoxilina e Eosina

i- Infiltração de Linfócitos

IC- Incisura Cárdica

JEG- Junção Esofagogástrica

JGD- Junção Gastroduodenal

lc- Vaso Linfático Lácteo (quilífero central)

LE- Camada Muscular Longitudinal Externa

LEE- Lâmina Elástica Externa (vasos)

LEI- Lâmina Elástica Interna (vasos)

lf- Linfócitos Intraepitelial

LP- Lâmina Própria

m- Células Musculares Lisas

M- Muscular

Mc- Células Mucosas do Colo

MET- Microscopia Eletrônica de Transmissão

Mm- Muscular da Mucosa

Muc- Mucosa

N- Nervo

NL- Nódulo Linfóide

P- Células Parietais

p- Gânglios do Plexo Mioentérico

PAS- Ácido periódico-reativo de Schiff

pe- Planura Estriada

Pi- Píloro

PM- Prega Muscular

PqC- Pequena Curvatura

REG- Retículo Endoplasmático Granular (ou rugoso)

s- Septos de Colágeno

S- Serosa

SA- Sulco Angular

SI- Sulco Intermédio

SM- Submucosa

SNA- Sistema Nervoso Autônomo

Ta- Tecido Adiposo

TCF- Tecido Conjuntivo Frouxo

TPF- Transição Pilo-Fúndica

v- Vênula

V- Vilosidades

VC- Vestíbulo Cárdico

vs- Vasos Sangüíneos

Z- Células Principais

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Distribuição global da Subordem Microchiroptera.	06
Figura 2 – Distribuição global da Superfamília Noctilionoidea.	06
Figura 3 – <i>Chrotopterus auritus</i> , uma das espécies da Família Phyllostomidae.	07
Figura 4 – Estrutura esquemática de uma porção do sistema digestório.	17
Figura 5 – Representação esquemática da forma e das regiões do estômago humano e sua estrutura histológica.	20
Figura 6 – Representação tridimensional da parede do estômago de cão.	22
Figura 7 – Representação esquemática da mucosa fúndica do estômago humano, com detalhamento da glândula fúndica com seus tipos celulares.	23
Figura 8 - Desenhos esquemáticos de exemplos de estômagos de representantes da Família Phyllostomidae.	34
Figura 9 – Representação esquemática da vista ventral do estômago de <i>Carollia perspicillata</i>	36

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 – Células enteroendócrinas do sistema digestório e os hormônios por elas produzidos.	26
Quadro 2 – Descrição da técnica histológica de rotina.	68
Quadro 3 - Descrição dos métodos de coloração.	68

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Sumarização das variações macroscópicas do estômago em morcegos Phyllostomidae.	81
Tabela 2: Resultados histoquímicos obtidos pelas técnicas do PAS e AB para a distribuição de mucosubstâncias entre as células epiteliais da mucosa gástrica de Phyllostomidae.	93
Tabela 3: Resultados histoquímicos obtidos pelas técnicas do PAS e AB para a distribuição de mucosubstâncias entre as células epiteliais da mucosa e submucosa duodenal de Phyllostomidae.	94
Tabela 4: Padrão de distribuição das células enteroendócrinas ao longo das regiões da mucosa gástrica e da JGD observadas pelo método de Grimelius.....	103
Tabela 5: Síntese das prováveis implicações morfofuncionais observadas para o estômago de morcegos da Família Phyllostomidae.	121

INTRODUÇÃO

1. INTRODUÇÃO

1.1. ESCOPO

A diversidade da Família Phyllostomidae, apreciada pelas relações entre as subfamílias e gêneros, é abordada pela morfologia do trato digestório, mais precisamente do estômago e da junção gastroduodenal.

Padrões de variação são delineados a partir de três níveis focais primordiais: macro (desenvolvimento geral e das partes do estômago), micro 1-40X (superfície interna do estômago), micro 400X (distribuição e forma dos tipos celulares da mucosa gástrica). Adicionalmente aspectos de variação histoquímica e fisiológica são apreciados, e inferências relativas à associação funcional e a ecologia são formuladas.

Nesta tese é gerado um conjunto expressivo de informações originais sobre a morfologia de parte do trato digestório dos morcegos Phyllostomidae, que apresentam uma das mais fantásticas radiações adaptativas conhecidas para Vertebrados, com implicações diretas sobre os padrões de forrageamento.

1.2. HISTÓRIA NATURAL

Os quirópteros representam o único grupo de mamíferos placentários verdadeiramente voadores e, não obstante, se encontram reunidos na Ordem Chiroptera que significa exatamente *chiro* – *mão* e *ptero* – *asa*. Esses placentários apresentam suas extremidades anteriores modificadas, com quatro, dos cinco dedos alongados para suportar uma dupla camada de pele denominada membrana alar que se estende entre eles e se insere nas laterais do corpo. Suas extremidades posteriores também sofreram modificações

estruturais, como uma rotação drástica de cerca de 180°, que os confere em grande parte a habilidade de pouso e a sua suspensão pelos membros posteriores.

A história evolutiva dos quirópteros é marcada por uma grande radiação adaptativa, com implicações co-evolutivas absolutamente fantásticas entre estratégias de voo e de forrageamento. O resultado evolutivo desta radiação traduz-se no observável amplo espectro do padrão alimentar desses exímios voadores, compreendendo insetos, frutos, flores, pólen, néctar, pequenos vertebrados, sangue e combinações mais ou menos generalistas.

Tal fato qualifica o grupo como modelo excepcional para estudo da evolução de estruturas complexas em conjunto com a exploração de diferentes fontes de nutrientes (Phillips *et al.*, 1984).

Essas criaturas voadoras apresentam hábitos essencialmente noturnos e podem, dependendo da espécie, habitar refúgios¹ diversos, tais como: cavernas, ocos de árvores, frestas nas rochas, ou mesmo, cisternas, sótãos e etc...

Com esta plasticidade na dieta e de habitat os morcegos encontram-se amplamente distribuído no Globo, constituindo uma parte considerável da fauna atual de mamíferos, compreendendo mais de 20% do total de espécies existentes. A maior diversidade, entretanto, encontra-se na Neotropica com pelo menos 83 gêneros e 288 espécies (Mickleburgh *et al.*, 2002). Todavia, em número de espécies os quirópteros perdem somente para os roedores (Ordem Rodentia) que apresentam cerca de 1.814 (Nowak, 1991) contra cerca de 1.001 dos morcegos (Mickleburgh *et al.*, 1992 e Hutson *et al.*, 2001).

¹ Há dois tipos básicos de refúgio: os diurnos e os noturnos. Os refúgios diurnos são utilizados durante a maior parte do tempo, sendo locais onde os morcegos dormem e realizam suas atividades sociais, enquanto que os refúgios noturnos servem como abrigo durante o período de atividades dos morcegos, ou seja, para fazer pausas entre vôos ou para comer um alimento obtido.

1.3. TAXONOMIA

As bases taxonômicas utilizadas nesta dissertação estão compreendidas neste esquema que congrega as classificações de Wilson e Reeder (1993), Koopman (1993), Stucky e McKenna (1993), Salles (1996) e Simmons (1998).

CLASSE MAMMALIA

SUPERCOHORTE PLACENTALIA Owen, 1837

COHORTE EPITHERIA McKenna, 1975

SUBCOHORTE PREPTOTHERIA McKenna, 1975

MAGNORDEM HERBOTHERIA Salles, 1996

GRANDEORDEM ARCHONTA Gregory, 1910

SUPERORDEM VOLITANTIA

ORDEM CHIROPTERA Blumenbach, 1779

SUBORDEM MICROCHIROPTERA Dobson, 1875 Matschie, 1899

INFRAORDEM YANGOCHIROPTERA Koopman, 1984

SUPERFAMÍLIA PHYLLOSTOMATOIDEA Weber, 1928

FAMÍLIA NOCTILIONIDAE Gray, 1821

FAMÍLIA MORMOOPIDAE Koch, 1862-63

FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE Gray, 1825

Subfamília Desmodontinae Bonaparte, 1845

Desmodus Wied-Neuwied, 1826

Diaemus Miller, 1906

Subfamília Glossophaginae Bonaparte, 1845

Anoura Gray, 1838

Glossophaga E. Geoffroy, 1818

Subfamília Phyllostominae Gray, 1825

Mimon Gray, 1847

Phyllostomus Lacépède, 1799

Chrotopterus Peters, 1865

Subfamília Carolliinae Miller, 1924

Carollia Gray, 1838

Subfamília Stenodermatiane Gervais, 1856

Artibeus Leach, 1821

Platyrrhinus Saussure, 1860

Uroderma Peters, 1865

Sturnira Gray, 1842

1.3.1. Ordem Chiroptera

A ordem Chiroptera é constituída atualmente por 1.001 espécies pertencentes a 18 famílias, reunidas em 2 subordens: Megachiroptera com 167 espécies e Microchiroptera com 834 espécies (Mickleburgh *et al.*, 1992; Koopman, 1993 e 1994; Hutson *et al.*, 2001; Mickleburgh *et al.*, 2002).

Os Megachiroptera compreendem apenas 1 família, a Pteropodidae, que reúne 42 gêneros. Esta subordem é restrita às regiões tropicais e subtropicais do Velho Mundo, da África até a Austrália, Samoa e Ilhas Carolinas (Koopman & Jones Jr., 1970; Koopman, 1970 e 1993; Nowak, 1991; Mickleburgh *et al.*, 1992). Pertencem a esta subordem as maiores formas de morcegos, denominadas popularmente de “raposas voadoras” que chegam a atingir 1,70 m de envergadura, como as espécies *Pteropus giganteus*, da Índia e *Acerodon jubatus*, das Ilhas Filipinas (Nowak, 1991).

Os Microchiroptera são amplamente distribuídos por todo o globo, exceto nas regiões polares e em algumas ilhas isoladas no oceano (Fig. 1) (Hill e Smith, 1984; Mickleburgh *et al.*, 2002). Apresentam 17 famílias, 9 das quais ocorrem nas Américas e todas apresentam representantes no Brasil, com cerca de 150 espécies conhecidas no território brasileiro, inclusive a maior forma de Microchiroptera, *Vampyrus spectrum*, que pode atingir 1 m de envergadura e encontra-se distribuída desde o sul do México até a região Amazônica (Taddei, 1983).

A superfamília Noctilionoidea (=Phyllostomatoidea) reúne três famílias (Noctilionidae, Mormoopidae e Phyllostomidae), e apresenta uma distribuição restrita às Américas sendo altamente diversificada na Região Neotropical (Fig. 2) (Koopman, 1976; Hill e Smith, 1984).

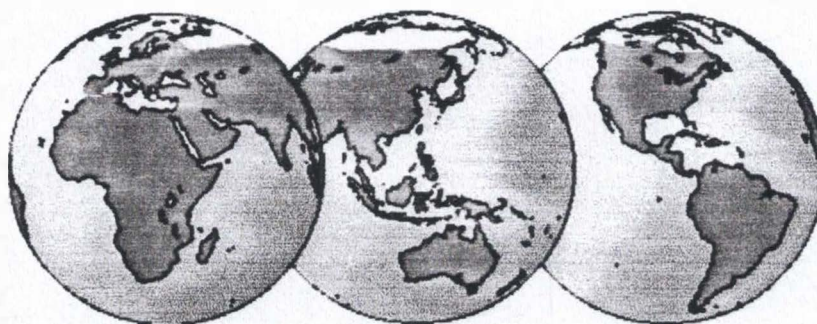


Figura 1 – Distribuição global da Subordem Microchiroptera (vermelho). (Baseado em Hill e Smith, 1984).

A família Phyllostomidae é a terceira maior família de Chiroptera, com 50 gêneros e 151 espécies agrupadas em várias subfamílias e tribos, em termos de números de espécies esta só perde para outros Microchiroptera da Família Vespertilionidae que apresenta cerca de 357 espécies, e para os Megachiroptera da Família Pteropodidae que possuem cerca de 167 espécies (Koopman, 1984 e 1993; Simmons, 1998; Gimenez, 1998; Mickleburgh *et al.*, 2002).

As duas outras famílias de Noctilionoidea são bem menos diversificadas, a família Noctilionidae apresentando apenas um gênero (*Noctilio*) e duas espécies e a família Mormoopidae, dois gêneros (*Mormoops* e *Pteronotus*) e oito espécies (Smith, 1972).

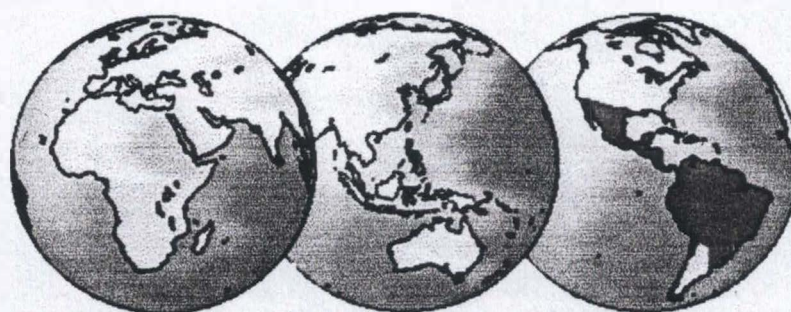


Figura 2 – Distribuição global da Superfamília Noctilionoidea (vermelho). (Baseado em Hill e Smith, 1984).

1.3.1.1. Família Phyllostomidae

A família Phyllostomidae, objeto desta tese, é representada pelos morcegos de folha nasal do Novo Mundo (Fig. 3), sendo encontrados amplamente difundidos nas regiões tropicais e subtropicais, desde o sudoeste dos Estados Unidos e Antilhas até o norte da Argentina (Nowak, 1991).



Figura 3 – *Chrotopterus auritus*, uma das espécies representativas da Família Phyllostomidae.

Devido a grande diversidade de formas e hábitos alimentares diversos, os Phyllostomidae estão divididos em sete subfamílias: Desmodontinae, Brachyphyllinae, Glossophaginae, Phyllonycterinae, Phyllostominae, Carollinae e Stenodermatinae (Wetterer *et al.*, 2000) (Prancha 1). Entretanto, não há uma unanimidade quanto às subfamílias de Phyllostomidae, havendo ampla discussão na literatura mais recente sobre o tema (Owen, 1987; Baker *et al.*, 1989; Koopman, 1993 e 1994; McKenna e Bell, 1997; Wetterer *et al.*, 2000). Independente desses arranjos taxonômicos é relevante sublinhar que à exceção de Brachyphyllinae e Phyllonycterinae, que são restritos à América Central e as Antilhas, todas as outras apresentam ampla distribuição no território brasileiro (Taddei, 1983).

Esta família apresenta representantes com um tamanho que variam do pequeno ao grande (40 a 135mm comprimento cabeça-corpo, aproximadamente), a cauda pode estar ausente ou apresentar 4 a 55mm de comprimento a mais que o corpo (Nowak, 1991).

A pelagem apresenta cor variável de marrom a negro, com uma espécie (*Ectophylla alba*) de coloração esbranquiçada, e várias podendo ter pelagem bicolor, ou apresentam faixas brancas ao longo do dorso e/ou face, como em vários Stenodermatinae (Taddei, 1983; Nowak, 1991).

Uma característica marcante e distintiva é a presença, na maioria das espécies, de um apêndice nasal bem desenvolvido de forma triangular, a folha nasal. Contudo em representantes de Desmodontinae a folha nasal é modificada com formato discóide, que lembra uma ferradura (Taddei, 1983). As orelhas apresentam formas variáveis, geralmente estreitas e ligeiramente pontudas, e em algumas espécies estão conectadas acima da cabeça por uma faixa de tecido. O trago está presente podendo ser espesso ou entalhado (Nowak, 1991).

Quanto aos hábitos alimentares, os Phyllostomidae representam o grupo com a maior diversidade de tipos de dietas encontrada entre todos os Microchiroptera, e serão detalhadas abaixo.

Os primeiros registros paleontológicos desta família datam do Mioceno da América do Sul, sendo os registros conhecidos para as Antilhas e América do Norte restrito ao Quaternário (Nowak, 1991).

1.4. HÁBITOS ALIMENTARES EM CHIROPTERA

Nenhum outro grupo de mamíferos adquiriu uma grande diversidade de hábitos alimentares quanto os Chiroptera, incluindo uma especialização única entre os vertebrados terrestres, a sanguivoria. A maior parte desta diversidade encontra-se exemplificada na família Phyllostomidae. Especializações para a exploração de diferentes fontes alimentares demandam uma grande diversificação de adaptações morfológicas e comportamentais funcionalmente relacionadas com as estratégias de alimentação (Forman *et. al.*, 1979). Tais modificações, sem dúvida, desempenham um papel importante na história evolutiva dos quirópteros (Ferrarezzi e Gimenez, 1996).

Morcegos da subordem Megachiroptera são exclusivamente herbívoros, possuindo mais especificamente hábitos frugívoros, enquanto que os Microchiroptera possuem em sua maioria o hábito, pelo menos complementar, de insetivoria. Entretanto, dentro da subordem Microchiroptera, a superfamília Noctilionoidea, e principalmente a família Phyllostomidae, nosso foco central de estudo, representam de longe o grupo que exhibe a maior diversidade de hábitos alimentares, incluindo formas insetívoras, frugívoras, nectarívoras, onívoras, carnívoras, piscívoras e hematófagas (Smith, 1976; Gardner, 1977; Ferrarezzi e Gimenez, 1996).

1.4.1. Descrição das Categorias Tróficas em Morcegos

As divisões das categorias tróficas e as exemplificações dos hábitos alimentares em morcegos indicadas nos próximos parágrafos baseiam-se nas descrições propostas por Wilson (1973), Gardner (1977) e Nowak (1991), e mais atualmente revisadas por Ferrarezzi e Gimenez (1996).

A **herbivoria**, ou **fitofagia**, refere-se ao hábito de se alimentar exclusivamente ou predominantemente de matéria vegetal, incluindo frutos, flores e produtos florais, brotos e folhas. Em morcegos, a herbivoria é bem representada em grupos predominantemente frugívoros e nectarívoros, entretanto estes também podem complementar sua dieta com insetos. A maioria dos nectarívoros utiliza-se da frugivoria como fonte secundária ou complementar de alimentação.

A **frugivoria** é caracterizada pelo hábito de se alimentar predominantemente ou somente de frutos, ingerindo somente seu suco ou sumo através da sua mastigação e eliminando os resíduos fibrosos e as sementes (Richardson *et al.*, 1987). Nesta categoria incluem os Megachiroptera (Pteropodinae), que podem complementar sua dieta com produtos florais e folhas, e dentre os Microchiroptera, os Phyllostomidae (Stenodermatinae). A maioria dos stenodermatíneos inclui uma quantidade variável de insetos como complemento à sua dieta, enquanto que os megaquirópteros aparentemente só ingerem insetos acidentalmente (Start e Marshall, 1976; Marshall, 1983; Kitchener *et al.*, 1990).

A **nectarivoria** é definida como o hábito de se alimentar não somente de néctar, mas também de outros produtos florais como, pólen e pétalas, sendo o pólen o mais importante dos itens alimentares de morcegos nectarívoros. Nesta categoria incluem os Glossophaginae (Microchiroptera, Phyllostomidae) e os Macroglossinae (Megachiroptera, Pteropodidae), entretanto os primeiros podem ainda incluir insetos como item complementar a sua dieta (Gardner, 1977).

O hábito **folívoro**, uma outra ramificação dentro da herbivoria, define-se pela utilização de folhas, brotos e partes vegetais verdes. Não há nenhum Chiroptera que se caracterize estritamente nesta categoria, e é incomum utilizarem destes recursos como

complementos alimentares. Entretanto, é citado a folivoria como complemento em algumas espécies de Pteropodinae (Megachiroptera) (Marshall, 1983), e em dois gêneros de Stenodermatinae (*Artibeus* e *Platyrrhinus*) (Zortéa, 1993; Zortéa e Mendes, 1993). Dentro de Archonta, a folivoria é utilizada como dieta em Dermoptera e em vários grupos de Primates.

O hábito **onívoro** é definido como uma dieta generalizada, constituída primariamente por material animal (usualmente insetos) e vegetal (usualmente frutos e/ou flores). A onivoria é comum em outras ordens de Archonta, como em Scandentia e Primates (Emmons, 1991; Nowak, 1991), entretanto em morcegos esta condição é restrita, aos Mystacinidae (Daniel, 1976) e em algumas espécies de *Phyllostomus* (Phyllostomidae).

A **insetivoria** caracteriza-se como uma dieta exclusiva ou predominantemente composta por insetos e outros pequenos artrópodes, que podem ser capturados durante o voo (insetívoros aéreos) ou através do forrageio junto a vegetação ou o sobrevôo do solo em busca de suas presas (gleaners). É considerado o hábito mais primitivo e mais comum em Chiroptera, e restrito aos Microchiroptera. Quando não é o hábito principal, a insetivoria é considerada como complementar em várias formas representantes de herbívoros, piscívoros, carnívoros e eventualmente, até mesmo em hematófagos. Os morcegos insetívoros podem se divididos dois grupos, aqueles restritos como na maioria das famílias microquirópteros e os predominantemente insetívoros, mas que complementam sua dieta com frutos e produtos florais como observado na maioria dos filostomídeos e de Mystacinidae.

Nenhum morcego apresenta uma dieta baseada somente em peixes. A **piscivoria** é o hábito mais restrito e especializado entre os quirópteros, entretanto todos complementam suas dietas com grandes quantidades de insetos aquáticos e não-aquáticos que possam estar

sobre a superfície d'água e até mesmo pequenos crustáceos (Nowak, 1991), que são capturados pelos pés extremamente alongados e unhas quando do sobrevôo rente a lâmina d'água. Somente *Noctilio leporinus* (Noctilionidae) e *Myotis vivesi* (Vespertilionidae) são conhecidos como piscívoros, outras espécies como *Megaderma lyra* (Megadermatidae) e *Nycteris grandis* (Nycteridae) incluem peixes como item complementar ocasional em suas dietas (Fenton *et al.*, 1981; Nowak, 1991), porém são melhor consideradas como formas carnívoras e carnívora-insetívoras, respectivamente.

A **carnivoria** está relacionada a morcegos que predam outros pequenos vertebrados terrestres, entretanto todos exploram outras fontes como, insetos, pequenos artrópodes e principalmente frutos como complementação de suas dietas. O hábito predominantemente carnívoro é observado na maioria dos membros de Megadermatidae, exceto *Lavia*, e nos gêneros filostomídeos (Phyllostominae) *Trachops*, *Chrotopterus* e *Vampyrus* (Gardner, 1977; Sazima, 1978; Medellín, 1988). Outros filostomíneos como, *Phyllostomus hastatus* e *Tonatia bidens* (Martuscelli, 1995) ocasionalmente alimenta-se de pequenos vertebrados, entretanto são consideradas espécies onívora e insetívora, respectivamente.

Sanguivoria, ou **hematofagia** é o hábito alimentar estritamente ou exclusivamente composto por sangue, e representa uma especialização única entre os vertebrados terrestres. É considerado o mais especializado dos hábitos alimentares em Chiroptera, e está restrito aos verdadeiros vampiros da subfamília Desmodontinae (Phyllostomidae). O vampiro comum *Desmodus rotundus* preferencialmente se alimenta de sangue de mamíferos, enquanto que as duas outras espécies *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngii* predam preferencialmente aves; entretanto, *Diaemus* pode ocasionalmente preda mamíferos, enquanto *Desmodus* freqüentemente preda aves (Gardner, 1977; Greenhall, 1988). Esses, quando abordam suas presas fazem uma pequena incisão na pele e ingerem o

sangue por meio de lambidas deixando-o fluir através de sulco mediano presente em sua língua, sua saliva contém uma substância anticoagulante que impede a coagulação sangüínea facilitando o processo.

A grande diversificação em relação aos hábitos alimentares descritos nos supracitados parágrafos está diretamente relacionada às transformações ocorridas na morfologia do trato digestório e de suas estruturas anexas como, por exemplo, os dentes, língua e musculatura associada além das glândulas digestivas (Phillips *et al.*, 1977 e 1984; Forman *et al.*, 1979; Gimenez *et al.*, 1996).

O estudo comparado da estrutura do trato digestório, ou de partes dele, encerra um grande potencial para uma compreensão mais detalhada do riquíssimo leque de adaptações que emergiram como resultado da radiação vivenciada pelos morcegos no tocante a seus padrões de forrageamento (Forman *et al.*, 1979), questionando e postulando novas hipóteses para o entendimento das relações entre os hábitos alimentares e a fisiologia digestiva (Bhide, 1979). Adicionalmente, deverão propiciar novos valores anatômicos e filogenéticos dignos de futuros investimentos, que poderão contribuir para reconstrução da história evolutiva desses mamíferos especiais.

Muitos trabalhos tratam de forma meramente descritiva (macro e microscópica) e superficial do trato digestório de morcegos, alguns desses esboçando comparações com os variados hábitos alimentares. Entretanto, estes pecam no que diz respeito a comparações formais entre Morfologia x Hábitos Alimentares, Relações Filogenéticas x Processo Evolutivo, o que possibilitaria uma visão mais ampla e crítica do contexto eco-histórico e evolutivo da Família Phyllostomidae. Contribuições sobre as relações filogenéticas dos Phyllostomidae podem ser apreciadas em Griffiths (1982), Koopman (1988), Gimenez *et al.* (1996), Simmons (1998) e Wetterer *et al.* (2000).

O conhecimento das relações filogenéticas entre os Phyllostomidae é um requisito fundamental para a compreensão da evolução de seus hábitos e estratégias alimentares, bem como das estruturas morfológicas a eles funcionalmente relacionadas.

1.5. JUSTIFICATIVA

Nenhum outro grupo de mamífero adquiriu hábitos alimentares tão diversificados quanto os Chiroptera, incluindo uma especialização única entre os vertebrados terrestres, a sanguivoria. Especializações relacionadas à exploração de diferentes fontes de alimentos exigiram grande diversificação de adaptações morfológicas e comportamentais funcionalmente relacionadas a estratégias alimentares (Ferrarezzi e Gimenez, 1996). Neste sentido, os morcegos são modelos evolutivos excepcionais para estudos de plasticidade fenotípica associado à emergência de macro- e micro-estruturas altamente especializadas.

Apesar da existência de uma certa literatura tratando de descrições morfológicas do trato digestório, estas ainda são insuficientes; além de estarem na sua quase totalidade desprovidas de um discurso comparado consistente com um universo específico da diversidade. É importante sublinhar que a utilização da “soft anatomy” em sistemática filogenética foi muitíssimo pouco explorada para mamíferos de uma forma geral. A maior parte do investimento morfológico é macroscópico, centrado na anatomia do sistema ósteo-muscular (Simmons, 1995).

Através de uma revisão detalhada da morfologia do estômago, acessando vários níveis de organização estrutural, pretende-se justamente revelar informações pertinentes a este momento único da história evolutiva dos mamíferos do Cenozóico do Novo Mundo,

no qual criaturas voadoras “viveram uma verdadeira explosão” da diversidade, originando no aparecimento de formas bem adaptadas em diversos nichos alimentares. Desta maneira, a premissa morfo-funcional central deste discurso é de que parte das transformações ocorridas no hábito alimentar desses morcegos deverá estar refletida na estrutura físico-química do trato digestório (Phillips *et al.*, 1977 e 1984; Gimenez *et al.*, 1996).

1.6. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS

Desenvolver um estudo comparativo da morfologia macro e microscópica do estômago e da junção gastroduodenal (JGD) das cinco subfamílias Phyllostomidae com distribuição sul-americana.

Correlacionar as características morfológicas observadas com os diferentes hábitos alimentares desses morcegos.

Indicar o potencial filogenético da informação compreendida na morfologia do estômago da Família Phyllostomidae.

1.7. O SISTEMA DIGESTÓRIO DE MAMÍFEROS: HISTOFISIOLOGIA

O sistema digestório dos mamíferos é constituído por uma abertura inicial, a cavidade bucal, contendo dentes e língua; que se conecta ao tubo digestório pelo esôfago seguido pelo estômago, intestinos e reto, a essas seções estão associadas diferentes glândulas anexas (George *et al.*, 1998).

Tem como função retirar dos alimentos ingeridos os metabólitos envolvidos na manutenção, crescimento e nas demais demandas energéticas do organismo. Para que isto aconteça o alimento deve ser digerido e transformado em moléculas de fácil absorção através do epitélio do intestino delgado (Junqueira e Carneiro, 2004).

O primeiro passo deste complexo processo de transformação é a redução física do alimento. Esta redução é efetuada pela mastigação, raspagem ou trituração feita pelos dentes; umedecimento, amolecimento e dissolução do alimento por meio de secreções: bucal, estomacal e intestinal; movimentação e mistura por peristalse (ondas de contração da região anterior para posterior); peristalse reversa e segmentação (movimentos distribuídos) do estômago e intestino delgado e emulsificação das gorduras pelas secreções hepáticas (Hildebrand, 1995).

A redução química do alimento é realizada, principalmente no estômago e no intestino delgado por enzimas produzidas nestes órgãos e no pâncreas, ou seja, é a quebra da “matéria prima” potencialmente útil dos alimentos em substâncias simples que poderão ser utilizadas pelas células do organismo (Hildebrand, 1995).

Após esta transformação química, os produtos úteis são absorvidos pela parede intestinal passando para a circulação e posteriormente para as células e regiões de

armazenamento, enquanto que os resíduos, finalmente devem ser eliminados com as fezes (Romer e Parsons, 1985).

Todos as porções do trato digestório apresentam certas características estruturais em comum, tratando-se de um tubo oco com diâmetro variável, com uma parede constituída por quatro camadas distintas, às vezes denominadas tûnicas: **mucosa**, **submucosa**, **muscular** e **serosa** ou **adventícia** (Fig. 4) (Junqueira e Carneiro, 2004).

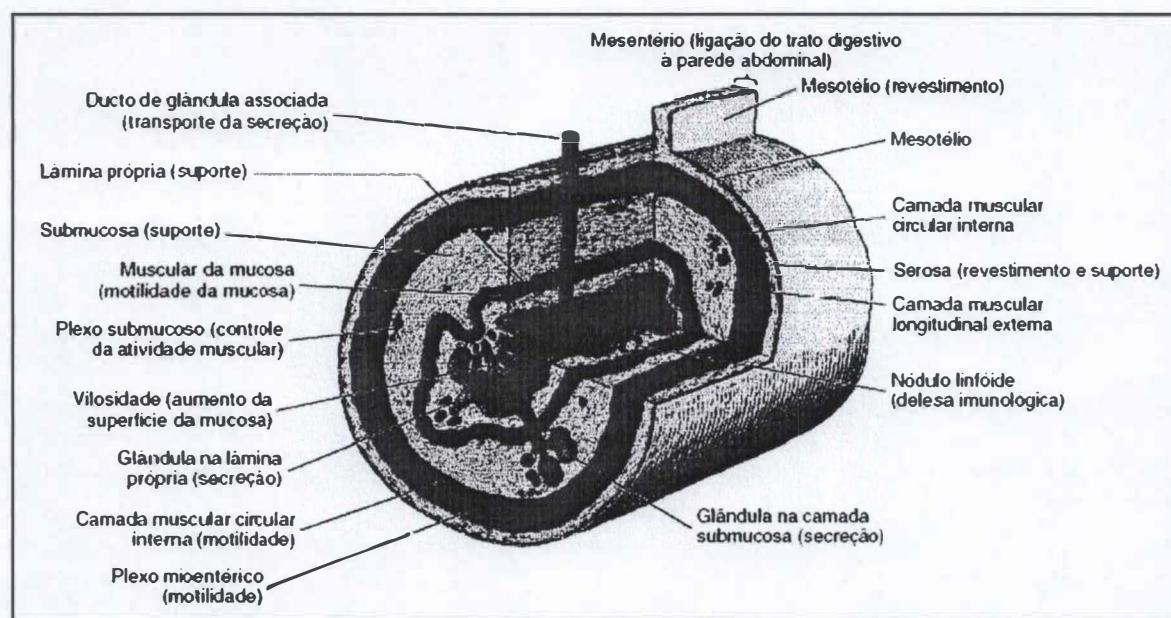


Figura 4 – Estrutura esquemática de uma porção do sistema digestório para demonstração da estrutura de sua parede, com seus diversos componentes e respectivas funções. (Reproduzido de Junqueira e Carneiro, Histologia Básica, 10ª ed., 2004).

A **mucosa** é composta por um epitélio de revestimento que é variável dependendo da região do tubo estudada; uma lâmina própria de tecido conjuntivo frouxo rico em vasos sangüíneos e linfáticos e células musculares lisas podendo apresentar em algumas regiões glândulas e tecido linfóide; e uma muscular da mucosa delgada e formada por duas subcamadas de células musculares lisas que separa a mucosa da submucosa (Junqueira e Carneiro, 2004).

A segunda camada é a **submucosa** constituída por tecido conjuntivo fibroelástico que contém muitos vasos sangüíneos e linfáticos, nervos e gânglios do SNA divisão do parassimpático, o plexo de Meissner ou submucoso, e pode conter ainda glândulas, como no esôfago e duodeno, além de tecido linfóide. O plexo submucoso controla a motilidade da mucosa e as atividades secretoras das glândulas (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004).

A camada muscular, responsável pela atividade peristáltica, é formada por músculo liso (exceto no esôfago) e divide-se em duas subcamadas, denominadas circular interna e longitudinal externa. Entre as duas subcamadas observa-se tecido conjuntivo e o plexo de Auerbach ou mioentérico, constituídos por nervos e gânglios do SNA parassimpático, que regulam a atividade desta camada (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004). As duas camadas musculares estão organizadas em um trajeto helicoidal, a circular apresenta uma hélice estreitada, enquanto que na longitudinal a hélice é mais frouxa (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003).

A **serosa** é uma delgada camada de tecido conjuntivo frouxo, rica em vasos sangüíneos e linfáticos e tecido adiposo, revestida externamente por um mesotélio, derivado do peritônio visceral. Esta camada recobre as regiões do tubo consideradas intraperitoneais, entretanto quando os órgãos são retroperitoneais, estando unidos a outros

órgãos ou estruturas, encontramos uma adventícia ao invés da serosa, sendo constituída exclusivamente pelo tecido conjuntivo, sem o mesotélio (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004).

O esôfago é um tubo muscular que conecta a faringe ao estômago, sendo responsável pelo transporte do bolo alimentar. Sua superfície interna apresenta pregas longitudinais e a mucosa é revestida por um epitélio estratificado pavimentoso não-queratinizado (Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004). Entretanto, este pode apresentar algum grau de queratinização em mamíferos que apresentam dieta contendo alimentos grosseiros como, grãos e vegetais fibrosos e resistentes (Andrew e Hickman, 1974). Na submucosa há pequenas glândulas mucosas, as glândulas esofágicas, cuja secreção facilita o transporte do alimento e protege a mucosa. Na lâmina própria, próxima a junção com o estômago existe as glândulas cárdicas esofagianas, que também secretam muco. A camada muscular apresenta tanto musculatura lisa quanto estriada esquelética, no terço superior encontramos somente músculo estriado; no terço médio uma mistura de músculo liso e estriado; enquanto que no terço inferior só observa-se músculo liso. Externamente, este é envolvido por uma adventícia, porém quando este atravessa o diafragma passa a ser envolvido por uma serosa (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004).

O estômago é a região mais dilatada do trato digestório e apresenta a forma de saco (Fig. 5). Desempenha funções exócrinas e endócrinas, digerindo os alimentos e secretando hormônios. Este continua com a digestão de carboidratos iniciada na cavidade oral, adicionando um fluido ácido ao alimento que o transforma em uma massa viscosa, o quimo; promovendo a digestão inicial de proteínas por meio da enzima pepsina e, através da produção da lipase gástrica, auxiliada pela lipase lingual, digere triglicerídeos (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004).

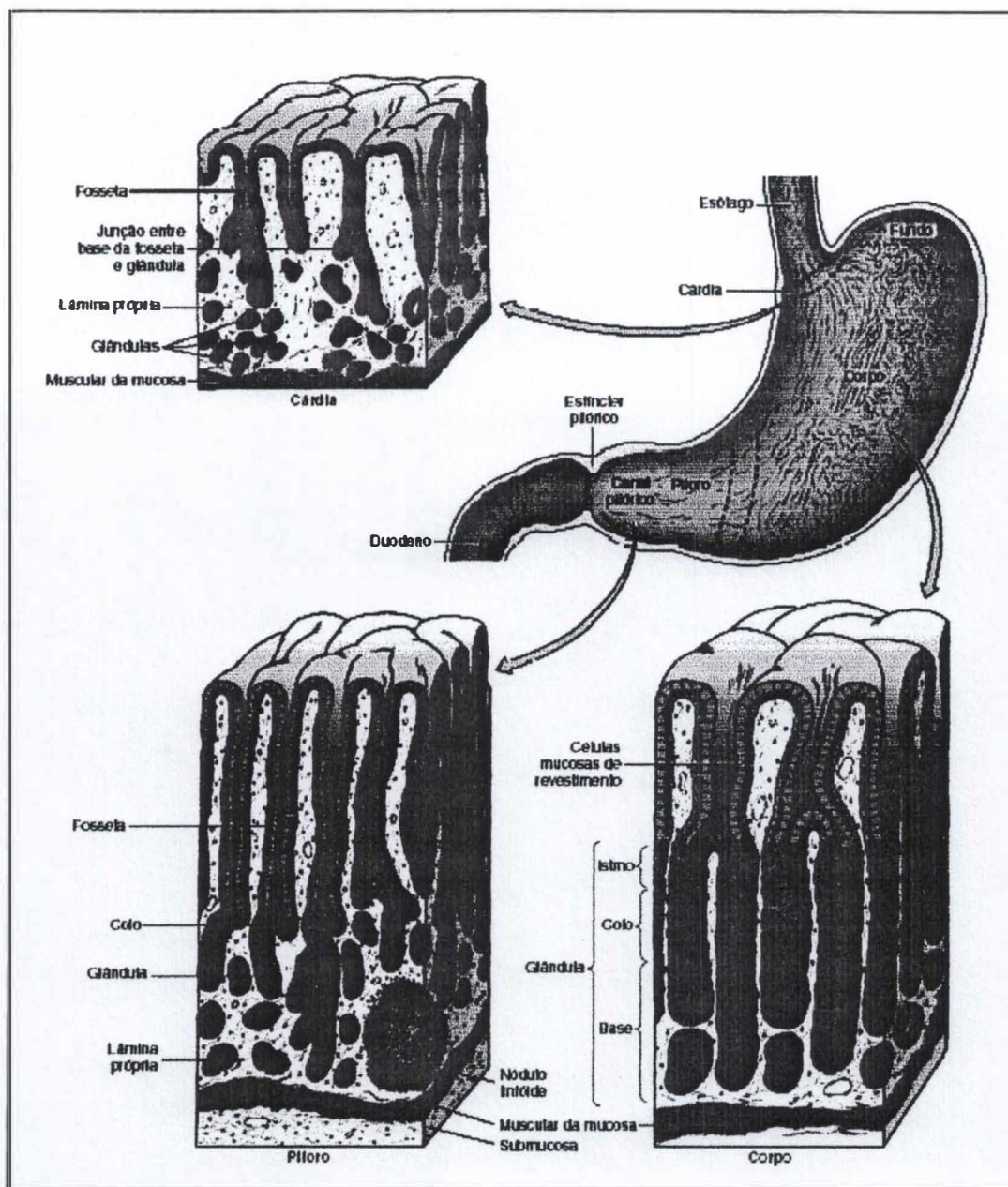


Figura 5 – Representação esquemática da forma e das regiões do estômago humano e sua estrutura histológica. (Reproduzido de Junqueira e Carneiro, Histologia Básica, 10^a ed., 2004).

No estômago são identificadas quatro regiões anatômicas: cárdia, fundo (cego), corpo e piloro, entretanto as regiões do fundo e corpo apresentam estrutura microscópica idêntica e, portanto, são consideradas apenas três as regiões histológicas: cárdica, fúndica e pilórica (Fig. 5) (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004). Todas as regiões gástricas apresentam rugas, pregas irregulares com vários tamanhos e orientações, formadas pelas camadas mucosa e submucosa (Fig. 6). Estas rugas desaparecem quando o órgão se distende a medida que se preenche de alimento e suco gástrico (Gartner e Hiatt, 1999).

A mucosa é revestida por um epitélio cilíndrico simples muco-secretor que sofre invaginações em direção à lâmina própria, formando as criptas (fossetas/fovéolas) gástricas (Fig. 5), que são menos profundas nas regiões cárdica e fúndica e mais profundas na região pilórica (Gartner e Hiatt, 1997; Junqueira e Carneiro, 2004). No fundo das criptas abrem-se glândulas tubulares ramificadas, as glândulas gástricas, características de cada região histológica do estômago (Fig. 5) (Junqueira e Carneiro, 2004). De cinco a sete glândulas gástricas podem se abrir no fundo das criptas (Gartner e Hiatt, 1999).

As glândulas gástricas localizadas na região fúndica, ou seja, as glândulas fúndicas, por se apresentarem bem desenvolvidas, nos permitem visualizar facilmente três regiões distintas: istmo, colo e base (Fig. 5). O epitélio que reveste a mucosa e as glândulas contém uma maior diversificação em termos de tipos celulares característicos de toda a mucosa gástrica, a saber: células de revestimento superficial; células mucosas do colo; células fonte (de reserva ou tronco); células parietais (oxínticas); células principais (zimogênicas) e células enteroendócrinas (Fig. 7) (Gartner e Hiatt, 1999; Kessel, 2001; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004).

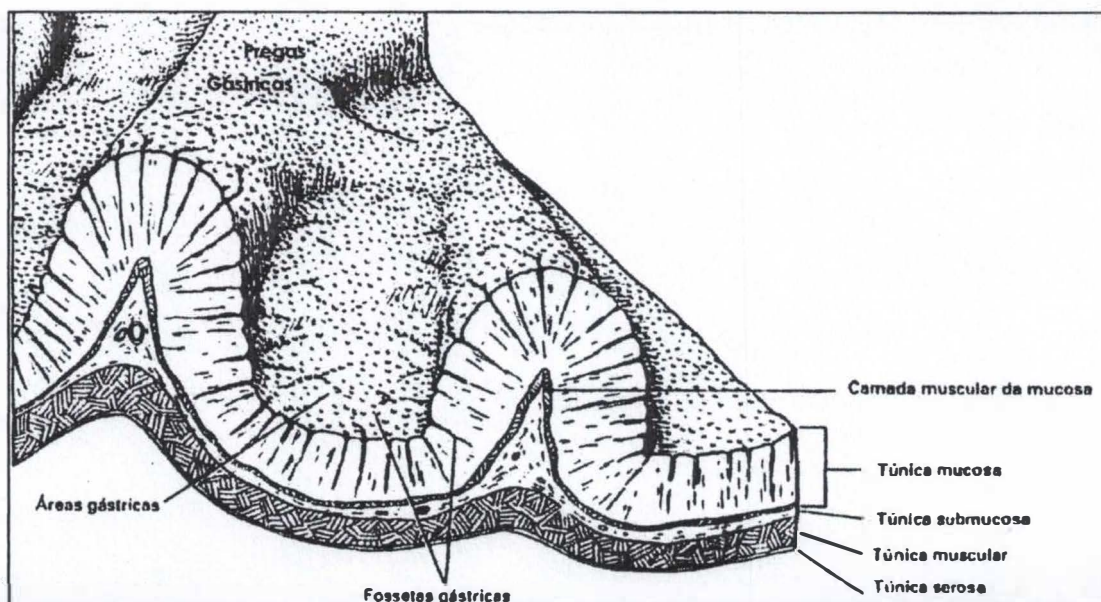


Figura 6 – Representação tridimensional da parede do estômago de cão, notar as quatro camadas da parede e as pregas gástricas formadas pela a mucosa e submucosa. (Reproduzido de Panks, *Histologia Veterinária Aplicada*, 2ª ed., 1992).

As células de revestimento superficial são cilíndricas com núcleo alongado e basal, apresentam microvilosidades curtas e seu citoplasma se cora palidamente devido a presença de numerosos grânulos de mucinogênio, precursor do muco. Estas células secretam continuamente glicoproteínas ricas em carboidratos, que constitui um muco alcalino que forma uma camada de gel que protege as células da acidez do suco gástrico (Gartner e Hiatt, 1999; Kessel, 2001).

As células mucosas do colo podem ser encontradas no istmo e colo das glândulas agrupadas ou isoladamente entre as células parietais; estas possuem formato irregular devido a compressão sofrida pelas células vizinhas, microvilosidades curtas, núcleos na base e grânulos próximos a superfície apical. Sua função é produzir também muco, porém

de constituição diferente daquele produzido pelas células superficiais, sendo este rico em glicoproteínas ácidas (Kessel, 2001; Junqueira e Carneiro, 2004).

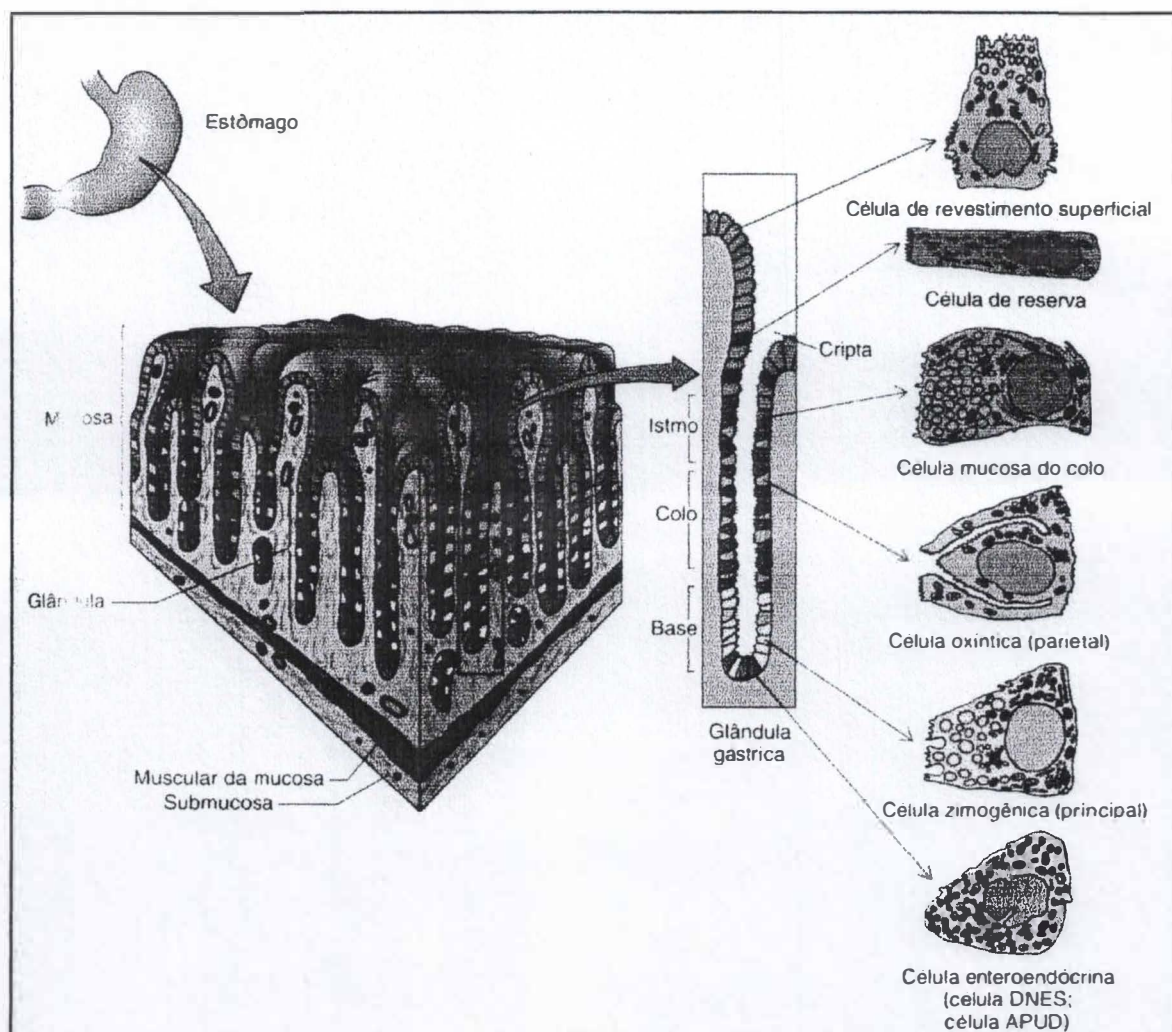


Figura 7 – Representação esquemática da mucosa da região fúndica do estômago humano, com detalhamento da estrutura de uma glândula fúndica com seus tipos celulares característicos e respectivas localizações ao longo da glândula. (Reproduzido de Gartner e Hiatt, Tratado de Histologia em cores, 1ª ed., 1999).

As **células fonte (de reserva ou tronco)** são pouco numerosas, cilíndricas e delgadas com núcleos basais e estão intercaladas entre as células mucosas do colo nas glândulas fúndicas. Tem como função a regeneração dos tipos epiteliais da mucosa através de proliferação e diferenciação em todos os outros tipos celulares da mucosa (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004).

As **células parietais (oxínticas)** são grandes e estão localizadas principalmente na metade superior das glândulas fúndicas e ocasionalmente na base. Sua função é produzir HCl 0,1 N e fator antianêmico intrínseco. Apresentam forma que varia do arredondado ao piramidal, núcleo redondo e basal e seu citoplasma é acidófilo devido a numerosas mitocôndrias que correspondem à cerca de quase a metade do seu citoplasma. Uma característica marcante é a presença de canaliculos intracelulares revestidos de microvilosidades na sua membrana apical. No citoplasma apical da célula em repouso e próximo a estes canaliculos pode-se observar vesículas redondas e tubulares. O sistema túbulo-vesicular está ligado diretamente com a atividade secretora da célula, de modo que quando a célula é estimulada a produzir HCl, este sistema se funde com a membrana celular formando o canalículo intracelular e seus microvilos, aumentando assim a membrana celular (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004).

As **células principais (zimogênicas)** produtoras de enzimas predominam na região basal das glândulas, e possuem características de células que sintetizam e exportam proteínas. Possuem o formato cilíndrico, com núcleo arredondado na base e citoplasma basófilo devido ao extenso REG e abundante complexo de Golgi, além de grânulos apicais que contém a pró-enzima pepsinogênio uma forma inativa da enzima proteolítica pepsina, além de renina e lipase gástrica (Gartner e Hiatt, 1999; Kessel, 2001; Junqueira e Carneiro, 2004).

As **células enteroendócrinas** encontram-se principalmente na base das glândulas gástricas, entretanto podem ser também observadas na porção média das glândulas dispersas entre as outras células epiteliais. São pequenas, e podem apresentar formato triangular, oval ou piriforme, seu citoplasma é claro e apresentam vários pequenos grânulos secretores em sua base, na região infranuclear, apresentam microvilosidades bem desenvolvidas na superfície apical, que geralmente é estreita. O pólo apical se estende entre as células apicais alcançando a superfície luminal, entretanto de acordo com a forma de comunicação do ápice com o lúmen são diferenciados dois tipos celulares: o tipo aberto (“opened type”), constituídas pelas células que alcançam a superfície luminal, e o tipo fechado (“closed type”) que não atingem a superfície. As células tipo fechado são encontradas principalmente na região fúndica, e as do tipo aberto nas outras regiões, bem como no restante do tubo digestório (Santos e Zucoloto, 1996). São conhecidas coletivamente por várias denominações, como: células argentafins e argirófilas, por se corarem por sais de prata; células APUD, porque algumas delas podem captar os precursores das aminas e os descarboxilar (**A**mine **P**recursor **U**ptake and **D**ecarboxylation); células DNES, porque são membros do sistema neuroendócrino difuso (**D**ifuse **N**euro**E**ndocrine **S**ystem), e na maioria das vezes células enteroendócrinas, porque secretam hormônios peptídicos e se localizam no canal entérico (=tubo digestório). Algumas destas células são individualmente designadas de acordo com o hormônio que produzem, e existem, pelo menos 13 tipos celulares diferentes descritos (Quadro I), poucos se localizam no estômago, a maioria, porém se distribui por todo o trato digestório (Santos e Zucoloto, 1996; Gartner e Hiatt, 1999; Kessel, 2001, Junqueira e Carneiro, 2004).

Quadro 1 – Células Enteroendócrinas do sistema digestório e os hormônios por elas produzidos. (Reproduzido de Gartner e Hiatt, Tratado de Histologia em cores, 1ª ed., 1999).

Célula	Localização	Hormônio Produzido	Tamanho do Grânulo (nm)	Ação Hormonal
A	Estômago e intestino delgado	Glucagon (Enteroglucagon)	250	Estimula a glicogenólise pelos hepatócitos elevando, assim, os níveis de glicose no sangue
D	Estômago, intestino delgado e grosso	Somatostatina	350	Inibe a liberação de hormônios pelas células enteroendócrinas em sua vizinhança
EC	Estômago, intestino delgado e grosso	Serotonina Substância P	300	Aumenta o movimento peristáltico
ECL	Estômago	Histamina	450	Estimula a secreção de HCl
G	Estômago e intestino delgado	Gastrina	300	Estimula a secreção de HCl, a motilidade gástrica (especialmente a contração da região pilórica e o relaxamento de esfíncter pilórico, regulando o esvaziamento gástrico) e a proliferação de células de reserva no corpo do estômago
GL	Estômago, intestino delgado e grosso	Glicentina	400	Estimula a glicogenólise do hepatócito elevando, assim, os níveis de glicose no sangue
I	Intestino delgado	Colecistoquinina	250	Estimula a liberação de hormônio pancreático e a contração da vesícula biliar
K	Intestino delgado	Peptídio inibidor gástrico	350	Inibe a secreção de HCl
Mo	Intestino delgado	Motilina		Aumenta a peristalse intestinal
N	Intestino delgado	Neurotensina	300	Aumenta o fluxo sanguíneo para o íleo e diminui a ação peristáltica dos intestinos delgado e grosso
PP(F)	Estômago e intestino grosso	Polipeptídio pancreático	180	Desconhecida
S	Intestino delgado	Secretina	200	Estimula a liberação, pelo pâncreas, de líquido rico em bicarbonato
VIP	Estômago, intestinos delgado e grosso	Peptídio intestinal vasoativo		Aumenta a ação peristáltica dos intestinos delgado e grosso e estimula a eliminação de água e íons pelo trato GI

A região cárdica é uma estreita faixa circular na transição entre o esôfago e o estômago, ou seja, na junção esofagogástrica (JEG). Sua mucosa contém glândulas tubulares simples ou ramificadas, com porções terminais frequentemente enoveladas e com lúmen amplo (Junqueira e Carneiro, 2004). A população celular destas glândulas constitui-se principalmente de células cilíndricas do revestimento superficial, algumas células mucosas do colo, poucas células parietais e enteroendócrinas e nenhuma célula principal (Gartner e Hiatt, 1999).

A região fúndica representa a área de maior extensão da mucosa, abrangendo toda a região entre a cárdia e o piloro. A lâmina própria está preenchida por glândulas tubulares ramificadas com as três regiões típicas distintas já descritas. Nesta região podemos encontrar todos os seis tipos celulares supracitados, entretanto sua distribuição não é uniforme ao longo das glândulas. O istmo possui células do revestimento superficial, células fonte e células parietais; o colo contém células fonte, mucosas do colo, algumas células parietais e poucas células enteroendócrinas; enquanto que na base observamos principalmente células principais, ocasionais células parietais e poucas células enteroendócrinas (Gartner e Hiatt, 1999; Junqueira e Carneiro, 2004). A distribuição destes tipos celulares nas glândulas não é um consenso na literatura, havendo variações nas descrições entre os tipos observados, sua quantidade e os locais onde os mesmos são encontrados.

A região pilórica é a porção terminal afunilada do estômago que termina em um esfíncter muscular espesso, o esfíncter pilórico. Suas glândulas são tubulares simples ou ramificadas, possuindo fossetas mais alongadas que as glândulas (Junqueira e Carneiro, 2004). Estas apresentam os mesmos tipos celulares encontrados nas glândulas cárdicas, mas o tipo celular predominante é representado pelas células mucosas do colo, que além de muco, secretam também lisozima, uma enzima com propriedades bactericidas. As células enteroendócrinas também são abundantes nesta região (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003).

O tecido conjuntivo frouxo da lâmina própria da mucosa é altamente vascularizado e apresenta uma população celular mais variada que a do esôfago, contendo numerosos linfócitos, plasmócitos, mastócitos, fibroblastos e raras células musculares lisas (Gartner e Hiatt, 1999).

A submucosa é composta por tecido conjuntivo denso contendo vasos sanguíneos e linfáticos; além das células usualmente encontradas no tecido conjuntivo, está infiltrada por células linfóides e macrófagos (Gartner e Hiatt, 1999).

A camada muscular é constituída por fibras musculares lisas e no homem está orientada em três subcamadas: a interna é oblíqua, a média é circular e a externa é longitudinal (Junqueira e Carneiro, 2004). Entretanto, em pequenos mamíferos esta se dispõe nas somente duas subcamadas típicas, a circular interna e a longitudinal externa (Andrew e Hickman, 1974). No piloro, a camada média apresenta um espessamento para o lúmen formando o esfíncter pilórico. Externamente à camada muscular, o estômago é envolvido completamente por uma serosa delgada (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004).

O intestino delgado corresponde à porção do tubo digestório situada entre o piloro gástrico e o cólon, sendo subdividido em três regiões: duodeno, jejuno e ílio (George *et al.*, 1998).

A observação direta da face luminal do intestino delgado permite descobrir uma série de pregueamentos transversais da mucosa e da submucosa chamados *plicae circularis*, ou válvulas de Kerckring, que ocupam uma extensão entre a metade à dois terços do perímetro do tubo. Estas pregas estão ausentes nos primeiros centímetros do duodeno e no segmento final do íleo (Hib, 2003). Com o auxílio de uma lente, aparecem os vilos ou vilosidades intestinais, que são evaginações da membrana mucosa projetadas no lúmen do órgão (Junqueira e Carneiro, 2004), podendo apresentar-se em formas de dedos ou folhas (Leeson e Leeson, 1970). Tais vilosidades são de grande importância, uma vez que proporciona um grande aumento da superfície de absorção (George *et al.*, 1998). Abrindo-se entre as bases dos vilos e estendendo-se pela mucosa até atingir a muscular da mucosa,

observam-se glândulas tubulares simples, as criptas de Lieberkühn ou glândulas intestinais (Bailey *et al.*, 1973).

A parede do intestino delgado é constituída pelas camadas típicas do trato digestório, sendo a camada principal a mais interna, ou seja, a mucosa (Hildebrand, 1995). O epitélio de revestimento da mucosa intestinal é do tipo cilíndrico simples, no qual, distinguem-se cinco tipos celulares: enterócitos ou células absorptivas; células caliciformes produtoras de glicoproteínas ácidas (muco); células fontes (ou regenerativas); células de Paneth (controle da flora bacteriana intestinal) e células enteroendócrinas (produtoras de hormônios peptídicos) (George *et al.*, 1998; Junqueira e Carneiro, 2004). A lâmina própria da mucosa intestinal é constituída por um tecido conjuntivo frouxo ocupando a porção central das vilosidades e preenchem os espaços entre as glândulas intestinais, sendo muito comum à presença de nódulos linfáticos solitários. No íleo, especialmente nas proximidades de sua junção com o cólon, observa-se um agregado de nódulos linfáticos fundidos lateralmente, conhecido por Placas de Peyer, estas se apresentam recobertas por células epiteliais especializadas, as células M (microfold) que transferem antígenos da luz para os nódulos subjacentes (George *et al.*, 1998 e Junqueira e Carneiro, 2004). Nas vilosidades, a lâmina própria contém arteríolas e vênulas conectadas por capilares fenestrados, que se concentram muito próximo do epitélio superficial de revestimento. Junto aos vasos sanguíneos, há um vaso linfático central que termina em fundo cego no ápice das vilosidades, e recebe o nome de vaso quilífero central (ou lácteo), pois a linfa que ele transporta se chama quilo (Hib, 2003).

Localizadas na submucosa do duodeno, as glândulas de Brünner são túbulo-alveolares ramificadas, com porções secretoras mucosas, compostas por células cubóides altas, de citoplasma claro e vacuolizado contendo núcleos achatados e basais. A parte

glandular é seguida por ductos excretores que atravessam a muscular da mucosa e se abrem na base das criptas de Lieberkühn (Leeson e Leeson, 1970; Gartner e Hiatt, 1999). Suas células produzem no homem glicoproteínas neutras, sob a forma de uma secreção alcalina (pH8,1-9,3) que protege a mucosa duodenal contra a acidez do suco gástrico, neutralizando o pH do quimo, e criando um ambiente com pH ideal para a ação das enzimas pancreáticas (Junqueira e Carneiro, 2004).

A camada muscular e a serosa apresentam similares características àquelas já descritas na estrutura geral do tubo (Hib, 2003).

É no intestino delgado que ocorre a maior parte dos processos químicos que constituem a digestão (Romer e Parsons, 1985). A digestão dos lipídios ocorre principalmente graças à ação da lipase pancreática e da bile. No homem, a absorção da maior parte dos lipídios ocorre no duodeno e na porção superior do jejuno. Os aminoácidos e os monossacarídeos derivam da digestão de proteínas e carboidratos, respectivamente, e são absorvidos pelas células epiteliais mediante a um processo de transporte ativo, sem modificações morfológicas visíveis (Junqueira e Carneiro, 2004).

O intestino grosso é um tubo cujo diâmetro é maior que o do intestino delgado, e é composto de quatro porções: ceco, cólon, reto e canal anal. O ceco é um saco cuja parede origina um pequeno divertículo digitiforme, chamado apêndice cecal (ou vermiforme). O cólon se divide em quatro segmentos denominados: cólon ascendente, cólon transverso, cólon descendente e cólon sigmóide. O reto termina onde começa o canal anal, e este último no ânus (Hib, 2003). As porções do intestino grosso possuem estrutura histológica muito parecida, com exceção do apêndice cecal.

A mucosa do intestino grosso apresenta-se relativamente lisa, não formando vilosidades ou pregas como no intestino delgado, exceto na região do canal anal, que apresenta dobras longitudinais, as colunas de Morgagni. A mucosa encontra-se somente constituída pôr glândulas intestinais longas e numerosas, as criptas de Lieberkühn. O epitélio de revestimento é do tipo cilíndrico simples contendo células absortivas; numerosas células caliciformes que secretam muco em grande quantidade promovendo a lubrificação do tubo e facilitando o deslizamento das fezes; pequena quantidade de células enteroendócrinas e ausência de células de Paneth (Gartner e Hiatt, 1999; Hib, 2003; Junqueira e Carneiro, 2004). A lâmina própria é rica em linfócitos e nódulos linfáticos que freqüentemente atravessam a muscular da mucosa, invadindo a submucosa. A riqueza em células do sistema imunitário deve estar relacionada com a variedade e abundante população bacteriana no intestino grosso (Junqueira e Carneiro, 2004).

A submucosa apresenta folículos linfáticos solitários. A camada muscular apresenta alguma variação em relação a outras partes do tubo digestório. Desta maneira, a camada longitudinal externa dispõe-se em três faixas achatadas e eqüidistantes, constituindo as chamadas tênias do cólon (George *et al.*, 1998).

1.7.1. Aspectos Gerais do Sistema Digestório de Morcegos

O sistema digestório dos Chiroptera apresenta os segmentos típicos descritos para mamíferos, ou seja: esôfago; estômago; intestino delgado, incluindo um curto duodeno; e intestino grosso (Forman *et al.*, 1979). As características morfológicas externas da junção entre os intestinos delgado e grosso de morcegos são similares não podendo ser

distinguidos externamente (Mathis, 1928a; Park e Hall, 1951; Okon, 1977; Madkour *et al.*, 1982, Tedman e Hall, 1985; Ishikawa *et al.*, 1985).

O esôfago apresenta a organização histológica típica dos mamíferos, porém possui adaptações morfológicas que estão refletidas diretamente na dieta específica das diversas espécies de morcegos, principalmente no que se refere o grau de queratinização do epitélio superficial (Kolb, 1954). De um modo geral o esôfago de quirópteros apresenta-se bastante estreito com paredes finas e a superfície luminal totalmente lineada por pregas longitudinais. Em algumas espécies de morcegos essas pregas são revestidas completamente por um epitélio estratificado pavimentoso, usualmente com quatro estratos celulares, variando de não-queratinizado a queratinizado, como é o caso, por exemplo, das formas nectarívoras e insetívoras, respectivamente. Não há a presença de glândulas mucosas ou submucosas em sua parede. (Robin, 1881; Moller, 1932; Kolb, 1954; Forman *et al.*, 1979).

O estômago é um órgão distinto de todo o sistema digestório, sendo assim alvo de um particular interesse devido a grande variabilidade de formas (Fig. 8) e dietas observadas entre os quirópteros, principalmente entre os filostomídeos (Forman *et al.*, 1979). O estômago é um órgão muscular e apresenta-se na maioria das vezes a forma sacular, com exceção àquele observado em Desmodontinae, únicas formas hematófagas entre quirópteros, o qual apresenta o estômago em forma de um tubo em fundo cego (Rouk e Glass, 1970; Forman, 1972; Forman *et al.*, 1979). Sua superfície interna apresenta projeções de sua parede, as rugas ou pregas gástricas, e sua mucosa está completamente delineada por um bem diferenciado epitélio cilíndrico simples muco-secretor com glândulas gástricas tubulares ramificadas ou não-ramificadas, que são diferenciadas pela

ocorrência de tipos celulares característicos com as regiões histológicas específicas (Forman *et al.*, 1979).

O intestino delgado de morcegos é relativamente curto quando comparado ao de outros pequenos mamíferos (Robin, 1881; Eisentraut, 1950; Forman *et al.*, 1979, Stevens e Hume, 1998). Este apresenta um curto duodeno, que contém as glândulas de Brünner na submucosa e estão restritas basicamente a JGD, enquanto que as outras regiões (jejuno e íleo) não apresentam distinção macroscópica nítida. Sua superfície interna apresenta pregas circulares (*plicae circularis*) das quais se projetam vilosidades longas e de vários formatos (eg. foliáceas, digitiformes), margeadas por um epitélio cilíndrico simples com células caliciformes e microvilosidades formando a planura estriada. Na base dessas vilosidades abrem-se glândulas tubulares, as criptas de Lieberkühn (Mathis, 1928a; Schultz, 1965; Okon, 1977; Forman *et al.*, 1979; Madkour *et al.*, 1982; Ishikawa *et al.*, 1985). A parede muscular é fina e composta por duas camadas de músculo liso dispostas em espiral, uma circular interna e outra longitudinal externa (Forman *et al.*, 1979).

O intestino grosso não apresenta ceco, apêndice e cólons ascendente e transversos sendo constituído exclusivamente por um curto cólon descendente e principalmente por um reto (Park e Hall, 1951; Forman, 1973; Madkour, 1976; Okon, 1977; Tedman e Hall, 1985; Ishikawa *et al.*, 1985; Makanya e Maina, 1994; Makanya *et al.*, 2001). Sua superfície interna não possui pregas circulares, somente são observadas pregas longitudinais, sobretudo na sua porção terminal. A mucosa apresenta-se delineada pelo mesmo tipo de epitélio observado no intestino delgado, entretanto esta não forma vilosidades, somente é observada as criptas de Lieberkühn (glândulas intestinais) extensas e tubulares com numerosas células caliciformes (Park e Hall, 1951; Forman, 1973; Madkour, 1976; Okon, 1977; Forman *et al.*, 1979; Ishikawa *et al.*, 1985; Makanya e Maina, 1994).

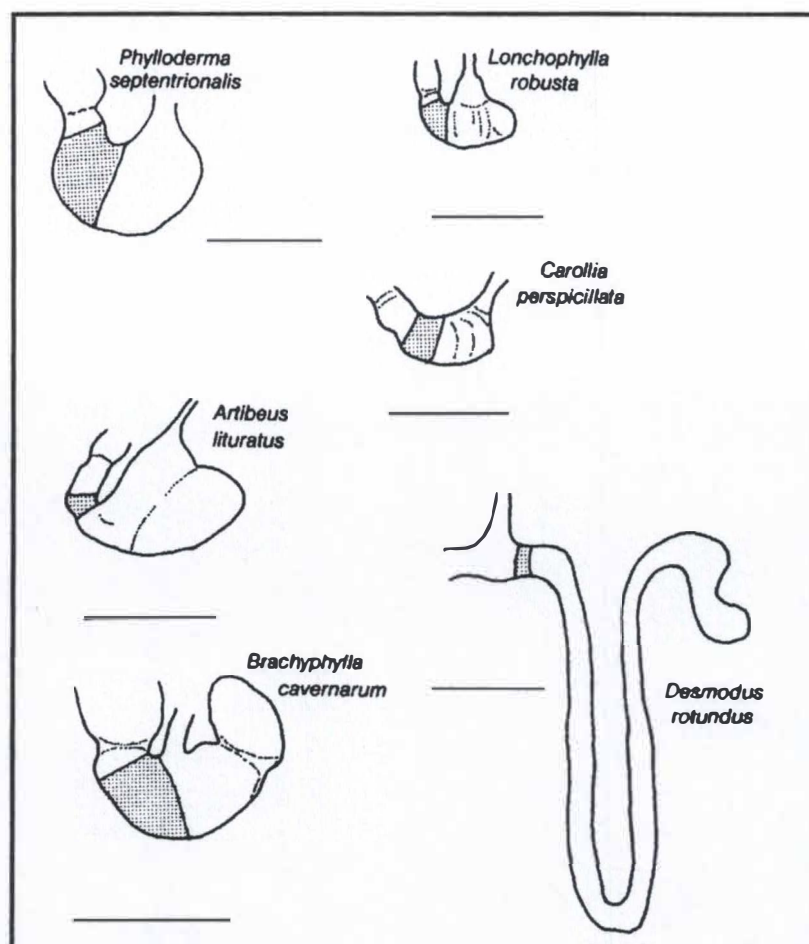


Figura 8 - Desenhos esquemáticos de exemplos de estômagos de representantes da Família Phyllostomidae. A escala representa 10mm, com exceção de *Lonchophylla robusta* no qual esta representa 8mm. A área hachurada indica a região de transição pilo-fúndica. (Redesenhado de Forman *et al.*, 1979).

1.7.2. O Complexo do Estômago

O estômago dos mamíferos configura-se como uma dilatação fusiforme do trato digestório, é o receptáculo do bolo alimentar proveniente da cavidade oral e local principal de transformação dos alimentos em moléculas assimiláveis ao organismo por ação de secreções ácidas e enzimáticas. Este é o órgão do trato digestório mais estudado sob o ponto de vista morfológico e funcional.

A maioria dos trabalhos que relatam a estrutura do trato digestório em morcegos baseam-se em observações meramente macroscópicas (anatômicas), e poucos fazem inferências a respeito dos hábitos alimentares. O primeiro a relacionar tais aspectos fora o trabalho pioneiro de Park e Hall (1950). A partir de 1947, com o breve relato de McMillan e Churchill sobre a histologia do trato digestório vários outros estudos foram realizados com objetivos semelhantes.

Em morcegos, principalmente entre os filostomídeos, este é o órgão foco dos principais estudos; isto devido à diversificação do padrão de dietas detalhados anteriormente.

Na maioria das espécies, o estômago apresenta a forma de uma dilatação local do tubo digestório. Suas torções produzem uma estrutura saculiforme com uma curvatura menor (anterior) e uma curvatura maior (posterior). Como aberturas do órgão existem dois orifícios: um mais superior e ventral, o cárdico; e um outro um pouco mais inferior e dorsal, o pilórico. Externamente é possível observar a presença de dois sulcos: o angular (*sulcus angularis*), na parte afunilada da região fúndica; e o intermédio (*sulcus intermedius*), na metade da região pilórica em direção ao esfíncter pilórico (Fig. 9).

A parede do estômago apresenta as quatro camadas histológicas típicas: mucosa, submucosa, muscular e serosa.

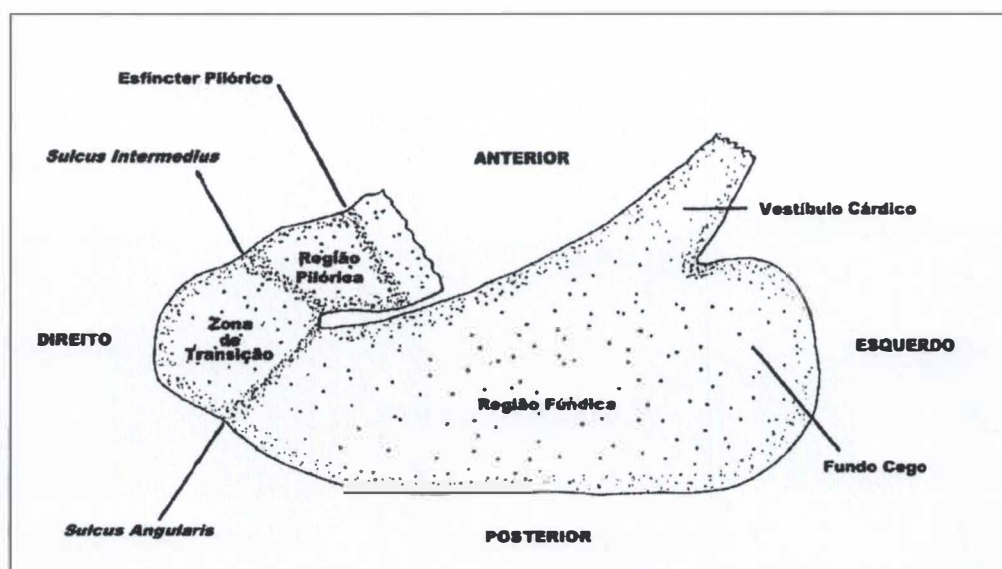


Figura 9 – Representação esquemática da vista ventral do estômago de *Carollia perspicillata*, observar a localização de suas regiões morfológicas e a delimitação dos vários sulcos externos. (Modificado de Forman, 1972).

REVISÃO DA LITERATURA

2. REVISÃO DA LITERATURA

A primeira descrição conhecida sobre o sistema digestório de morcegos foi realizada por Daubenton em 1760, como um capítulo da parte anatômica da coleção de História Natural de Buffon. O autor tece comentários sobre a organização deste sistema em um morcego insetívoro (“*Noctule*”) e um frugívoro (“*Rousette*”), destacando algumas características gerais: na língua, um número diferente de papilas caliciformes, sendo duas no morcego insetívoro e três no frugívoro; no intestino, a não diferenciação entre o intestino delgado e o grosso, a ausência do ceco, e o trajeto do duodeno que contorna a direita da massa visceral; e o estômago, que foi considerado como parte dos intestinos.

Pallas (1767) estudou a organização do sistema digestório de *Vespertilio* (*Harpyia*) *cephalotes* e *V. (Glossophaga) soricinum*. Suas observações são concordantes com as de Daubenton, acrescentando, contudo a existência de quatro papilas caliciformes na língua de *Harpyia*, além de uma série de papilas córneas e o extraordinário desenvolvimento da língua de *Glossophaga*.

Cuvier (1805) generalizou os resultados obtidos pelos autores prévios, assinala a primeira descrição das glândulas salivares (parótidas, submandibulares e sublinguais), e destaca a variação na forma geral do estômago. De acordo com Curvier, existem três formas distintas de estômagos em morcegos: o **tubular**, que se apresenta transversalmente alongado, sendo observado em animais frugívoros; o **globular**, com orifícios cárdico e pilórico aproximados, como aqueles observados nas formas insetívoras; e o de formato **cônico alongado**, com um especializado piloro em fundo cego, observável nos morcegos

hematófagos. Esta última categoria é questionável, pois o autor provavelmente se baseou em espécies não hematófagas e sim nectarívoras ou frugívoras.

Ainda no século XIX, os trabalhos realizados foram centrados na estrutura do sistema digestório, principalmente da cavidade bucal e da língua de morcegos. Dentre estes se destacam: Saint-Hilaire (1810), que em uma série de monografias zoológicas sobre Chiroptera compiladas durante vinte anos de trabalho, confirmou uma hipótese de Daubenton, que acreditava que a língua dos filostomídeos era projetada para rasgar a pele dos animais que eles sugavam o sangue; Wied (1826), que descreve a língua de alguns dos espécimes que encontrou em sua viagem ao Brasil; Meckel (1838), descreve a presença de bochechas de um tamanho considerável, se opondo as observações de Cuvier (1805), além de refutar a existência de glândulas sublinguais também caracterizadas por Cuvier; e Siebold e Stannius (1850), no tratado de anatomia comparada reproduz os mesmos erros de Meckel, porém confirma a existência das glândulas sublinguais descritas por Cuvier, além de descrever a ramificação terminal do canal de Wharton.

Em 1865, Huxley revisou a classificação proposta por Cuvier, e descreveu o estômago do verdadeiro morcego hematófago (*Desmodus rufus*), como sendo tubular e intestiniforme, apresentando na porção cárdica um fundo cego bastante alongado e com um final amplo; os orifícios cárdico e pilórico estão aproximados e a região pilórica como sendo bastante pequena.

Rollet (1871) e Langley (1880-82), descreveram a estrutura da mucosa gástrica de morcegos, porém estes não citaram as espécies estudadas. Langley descreveu as glândulas fúndicas como curtas, exceto àquelas observadas na grande curvatura que se apresentam profundas (longas) e com células parietais relativamente pouco numerosas, além de ser primeiro autor a descrever a zona de transição pilo-fúndica. O trabalho de Rollet foi similar

ao de Langley, embora tenha destacado a observação do reduzido número de células de morfologia variável nas espécies capturadas no verão em relação àquelas capturas durante o inverno. Essas inferências foram testadas e, os resultados não suportaram a veracidade das mesmas Forman (1972).

O trabalho de Robin (1881), que contém uma excelente revisão da literatura, representa o primeiro estudo detalhado da morfologia comparada do trato digestivo de um conjunto expressivo de espécies de morcegos, um total de 46, sendo 9 de Megachiroptera e 37 de Microchiroptera. Robin desconsidera as classificações anteriormente propostas por Curvier (1805) e Owen (1868) e propõe três formas típicas de estômagos: os **saculares**, e divididos em dois compartimentos observados em espécies frugívoras de Megachiroptera (Família Pteropodidae); os de forma simples **cônico-sacular**, como o da maioria dos mamíferos bem como de espécies de morcegos insetívoros e frugívoros de Microchiroptera (Famílias Rhinolophidae, Nycteridae, Vespertilionidae, Emballonuridae e Phyllostomidae); e o de forma **alongada intestiniforme**, típico do morcego hematófago *Desmodus* (Desmodontinae). Este autor reitera a inexistência de uma válvula no orifício cardíaco, e também discute a variação entre espécies da orientação das pregas da mucosa. Seu estudo destacou três padrões para a organização dessas pregas, como: pregas longitudinais e paralelas, observadas em Megachiroptera e insetívoros Microchiroptera; pregas longitudinais e paralelas, porém apresentando numerosas anastomoses, como as observadas em Desmodontinae; e pregas com padrão desordenado (“sponge-like”), como àquelas observadas em frugívoros da Subordem Microchiroptera. Neste trabalho é avaliada a variação de certos tipos celulares encontrados na mucosa de *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae), *Rhinolophus euryale* (Microchiroptera, Rhinolopidae) e *Pteropus giganteus* (Megachiroptera, Pteropodidae). Destacando que estas espécies

apresentam glândulas gástricas tubulares típicas da maioria dos mamíferos, explicitando que as células parietais da mucosa são menos numerosas em *Pteropus giganteus* do que nos Microchiroptera estudados. Sublinha ainda que a transição do intestino delgado para o grosso, caracterizada por dobras paralelas e longitudinais e a redução ou ausência das vilosidades, é brusca em algumas espécies e gradual em outras. E que o intestino grosso em Microchiroptera é curto (menos de 25mm) consistindo de apenas uma porção lisa, o reto; enquanto que em Megachiroptera o intestino grosso é ligeiramente longo e convoluto na parte proximal.

A partir do século XX, estudos da anatomia macroscópica e microscópica (histologia e aspectos histoquímicos), e da ultraestrutura do tubo digestório ou de partes específicas em quirópteros, cresceram de forma exponencial devido aos avanços implementados pelas técnicas histológicas e o aperfeiçoamento dos microscópios em geral.

Dentre esses estudos realizados com diversos representantes de Megachiroptera e Microchiroptera podemos citar, entre outros, os trabalhos de Fischer (1909), Mathis (1928a), McMillan e Churchill (1947), Park e Hall (1951), Schultz (1965), Rouk e Glass (1970), Forman (1971a-b, 1972, 1973), Kamiya e Pirlot (1975), Okon (1977), Forman *et al.* (1979), Bhide (1979, 1980, 1984), Agrawal e Gupta (1982), Phillips *et al.* (1984), Tedman e Hall (1985), Studholme *et al.* (1986), Makanya e Maina (1994) e Makanya *et al.* (2001). Entretanto, além de serem conhecidos alguns trabalhos sobre este tema, a literatura ainda é considerada escassa, visto a real diversidade de espécies existentes, principalmente na região Neotropical.

Fischer (1909) estabeleceu que a membrana mucosa e a camada muscular são mais bem desenvolvidas na parte cranial que na caudal do estômago de morcegos, entretanto este não citou as espécies estudadas. Com seu estudo, Fischer propõe que a hipertrofia da

mucosa e da camada muscular deva estar relacionada a uma adaptação a dieta composta por insetos duros.

Mathis (1928a) restringiu-se a prover dados e discussão sobre a parte intestinal do trato, descrevendo padrões das pregas intestinais, vilosidades e de áreas glandulares específicas dos intestinos de nove espécies de morcegos, seu trabalho demonstra diferenças entre o comprimento dos intestinos e as relações entre padrões das pregas e tipos de dieta das espécies.

McMillan e Churchill (1947) publicaram o primeiro relato na literatura sobre a histologia do sistema digestivo em morcegos, e neste relataram uma breve descrição da histologia do estômago de *Myotis lucifugus*.

Eisentraut (1950) destacou que os estômagos dos morcegos insetívoros tendem a ser mais simples e de forma sacular, sublinhando ainda que os megaquirópteros frugívoros possuem uma tendência para o desenvolvimento de um final cego extenso; fundo cego sacular verdadeiro só foi observado em Phyllostomatidae. O autor cita igualmente que o estômago de Glossophaginae (*Glossophaga* e *Choeronycteris*) assemelha-se ao de espécies de Vespertilionidae e Emballonuridae.

Park e Hall (1951) examinaram a anatomia macroscópica da língua, estômago e estruturas associadas, em oito espécies de morcegos do Novo Mundo. Os espécimes escolhidos foram agrupados segundo os diferentes hábitos alimentares em quatro grupos: nectarívoros - *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris nivalis*, *Chaeronycteris mexicana*; frugívoros - *Macrotus californicus*, *Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata*; insetívoro - *Eptesicus fuscus*; hematófago - *Desmodus rotundus*. Este estudo marca a primeira descrição anatômica correlacionada com os hábitos alimentares. Destacando que as

especializações mais marcantes são observadas em *Desmodus rotundus*, exatamente por sua dieta exclusivamente líquida (sangue).

Kolb (1954) examinando as especializações da mucosa gástrica relacionada com a dieta predominantemente insetívora de *Rhinolophus*, *Nyctalus* e *Eptesicus*. Este concluiu, concordando com as observações de Fischer (1909), que as especializações da mucosa gástrica, como as pregas do epitélio estratificado da junção esofagogástrica, e o maior desenvolvimento da musculatura e da mucosa na pequena curvatura são inversamente proporcionais àquelas observadas na grande curvatura. E salientou ainda, que a redução secundária da mucosa gástrica no fundo cego está de alguma forma relacionada aos hábitos insetívoros, ou a proteção desta camada a abrasão ocasionada por fragmentos quitinosos.

Grassé (1955) reitera a classificação básica proposta por Robin (1881) e inclui dados adicionais referentes a família Desmodontidae, como as diferenças no comprimento da bolsa do fundo cego observadas entre os gêneros de vampiros *Desmodus* e *Diphylla*, sendo esta mais curta em *Diphylla*. O autor reportou ainda diferenças na distribuição e estrutura das glândulas gástricas sendo estas bem desenvolvidas em todos os Chiroptera com exceção de Desmodontidae, entretanto este não destacou especificamente de que maneira que as glândulas de Desmodontidae diferem de outros morcegos.

Andrew (1959) em seu livro de histologia comparada fez somente uma menção ao estômago de morcegos, destacando que as células principais são mais abundantes no fundo cego do que em qualquer outra região do estômago, e que o fundo cego das espécies de morcegos hematófagos e frugívoros são grandemente alongados.

Ito e Winchester (1963) publicaram uma das primeiras descrições sobre a ultraestrutura gástrica do morcego insetívoro *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae),

estabelecendo que os tipos celulares da mucosa são essencialmente os mesmos encontrados em outros mamíferos estudados até a presente data. Os autores destacaram ainda, que as únicas diferenças observadas nos tipos celulares se referem somente ao seu número relativo e a sua distribuição ao longo das glândulas gástricas.

Schultz (1965) descreveu em sua monografia sobre o suprimento sanguíneo do sistema digestivo de morcegos, a estrutura do trato gastrointestinal das seis espécies de filostomatídeos estudados (*Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Macrotus californicus*, *Anoura geoffroyi*, *Desmodus rotundus* e *Diphylla ecaudata*), entretanto seu trabalho proveu dados principalmente sobre a morfologia dos intestinos das espécies estudadas.

Rouk e Glass (1970) descreveram a histologia gástrica comparativa de cinco espécies de morcegos da América do Norte e da América Central, *Tadarida brasiliensis* (Molossidae), *Myotis velifer* (Vespertilionidae, Vespertilioninae), *Antrozous pallidus* (Vespertilionidae, Nyctophilinae), *Leptonycteris sanborni* (Phyllostomatidae, Glossophaginae) e *Desmodus rotundus* (Desmodontidae). Os estômagos dos vespertilionídeos e molossídeos insetívoros apresentaram a forma simples (cônica) e são histologicamente parecidos, sua mucosa possui glândulas gástricas tubulares com abundantes células parietais e principais como as observadas em mamíferos em geral. Enquanto que no nectarívoro *Leptonycteris sanborni*, o estômago apresentou uma forma mais sacular, com glândulas também tubulares, mas que apresentaram uma pequena quantidade de células principais. O estômago do morcego hematófago é caracterizado pelos autores por apresentar um fundo cego extremamente alongado, contendo glândulas acinares e tubuloacinares completamente diferentes às glândulas gástricas previamente descritas para a Classe Mammalia. Uma outra peculiaridade observada foi a abundância

fibras elásticas na submucosa nas espécies de vespertilionídeos. Apesar de promoverem novos e importantes dados histológicos sobre o estômago, o estudo carece de uma relação entre a anatomia e a fisiologia dos animais estudados.

Forman (1971a) promoveu um estudo da morfologia gástrica em morcegos da Família Mormoopidae e da Subfamília Glossophaginae com implicações para taxonomia das respectivas famílias. Destacou que a grande variabilidade da morfológica do estômago observada entre os glossofagíneos representa um padrão caracterizado como intermediário entre o de herbívoros restritos e de carnívoros. Suas observações suportavam uma proposta previamente levantada de difiletismo para este grupo (Baker, 1967 e 1970, Hsu *et al.*, 1968), entretanto, esta proposta não é mais aceita por Baker *et al.* (1980a).

Forman (1971b) destacou as diferenças histoquímicas da secreção mucosa de 27 gêneros de morcegos norte-americanos de hábitos alimentares variados, como: frugívoros – *Carollia*, *Sturnira*, *Artibeus*, *Centurio*, *Chiroderma*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyrodes* e *Vampyrops*; insetívoros – *Rynchonycteris*, *Saccopteryx*, *Noctilio*, *Mormoops*, *Pteronotus*, *Micronycteris*, *Tonatia*, *Natalus*, *Plecotus* e *Molossus*; piscívoro – *Pizonyx*; nectarívoros – *Anoura*, *Choeroniscus*, *Glossophaga* e *Lichonycteris*; carnívoro – *Chrotopterus*; onívoro – *Phyllostomus* e hematófago – *Desmodus*. As diferenças histoquímicas foram demonstradas pela reação ao ferro coloidal pH1,7 (Hale's colloidal iron) para mucopolissacarídeos ácidos. A análise revelou que as glândulas cárdicas de 25 gêneros apresentaram positividade ao ferro coloidal, exceto as de *Centurio* e *Desmodus*. A mucosa superficial apresentou positividade em 12 dos 27 gêneros, na maioria das formas insetívoras, piscívoras e em todos os frugívoros examinados. A positividade ao ferro coloidal para as glândulas de Brünner foi somente observada nos frugívoros *Sturnira lilium* e *S. ludovici*. *Centurio* e *Desmodus* são considerados os únicos a não demonstrarem

qualquer positividade ao ferro coloidal, indicando um tipo não usual de muco produzido pela mucosa. Contudo, o autor não fornece explicações maiores sobre tal fato.

Forman (1972) descreve minuciosamente a morfologia gástrica e a histoquímica das mucinas comparando 13 espécies selecionadas de morcegos Norte-Americanos, representando 6 famílias de Microchiroptera (Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae e Molossidae). As espécies representam uma ampla faixa da diversidade em relação aos hábitos alimentares. A análise histoquímica empregada para reagir com a secreção mucosa (gástrica e das glândulas de Brünner) foi representada pelas técnicas do PAS, AB pH 7,1 e Azul de Toluidina O. Como resultados foram reveladas diferenças na qualidade do muco gástrico e duodenal entre espécies que se alimentavam de frutas, insetos, peixes, néctar e sangue, embora diferenças distintas entre espécies que se alimentam de matéria vegetal e animal não puderam ser determinadas. O autor salientou que os estômagos das formas estudadas variaram em ambos os aspectos da morfologia (anatomia e histologia) em resposta aos hábitos alimentares que as espécies possuíam. Concluindo que os estômagos de morcegos insetívoros e carnívoros mostraram-se geralmente com a estrutura mais simples, que os de morcegos frugívoros e hematófagos considerados os mais especializados, enquanto que as formas onívoras apresentaram uma estrutura intermediária. Forman ressaltou ainda, que a morfologia e a histoquímica gastrointestinal é uma ferramenta de importante potencial no estudo de sistemática de mamíferos, fazendo breve menção a relações taxonômicas existentes entre as espécies estudadas.

Rouk (1973) apresenta um estudo da morfologia gástrica e da radiação adaptativa da família Phyllostomatidae. Parte deste estudo foi explorado posteriormente por Forman

et al. (1979) na composição do capítulo que trata da descrição geral do trato alimentar de morcegos da família Phyllostomatidae, no qual Rouk foi um dos co-autores.

Forman (1973) examinou a anatomia macro e microscópica do estômago de espécies de morcegos Neotropicais das famílias Emballonuridae, Noctilionidae e Phyllostomatidae que não foram examinadas no seu trabalho anterior de 1972, com objetivo particular de acessar a variedade morfológica e ecológica de filostomatídeos da subfamília Stenodermatinae. Isto, além de testar a hipótese anteriormente proposta por ele mesmo (Forman, 1972), que os estômagos aumentam em complexidade com a suposição do hábito herbívoro. Neste trabalho Forman propõe três padrões de organização estrutural do estômago de Stenoderninae: os mais generalizados em configuração, com um vestíbulo cárdico pequeno, fundo cego alongado e piloro curto, encontrado em *Vampyressa*, *Uroderma* e provavelmente *Chiroderma*; e os que apresentam vestíbulo cárdico dilatados, fundo cego arqueado e piloro alongado, observado em *Vampyrodes*, *Artibeus*, *Centurio* e *Sturnira*. Embora *Chiroderma* apresente a mesma configuração geral do primeiro grupo, seu fundo cego se apresentou extremamente alongado, levando o autor a considerar a criação de um terceiro grupo. Esses novos dados corroboram seu trabalho de 1972, enfatizando que algumas características da estrutura gástricas em morcegos podem ser preditas com acurácia quando baseada no conhecimento geral dos hábitos alimentares. Salientando ainda que algumas tendências relacionadas a compartimentalização do estômago e a interdigitação das pregas, sempre é observada em estômagos de frugívoros, porém nenhuma destas características fora observada em animais que se alimentam exclusivamente de matéria animal.

Kamiya e Pirlot (1975) realizaram estudo comparado sobre a morfologia gástrica em espécies de Megachiroptera e Microchiroptera do Velho Mundo. Destacando que nas

espécies de Megachiroptera a mucosa e as glândulas gástricas são pouco profundas, enquanto que aquelas de Microchiroptera frugívoros são extremamente profundas. A distribuição de cada tipo celular da mucosa variou muito em termos percentuais entre as espécies estudadas, mostrando que o número de células parietal diminui na direção do piloro e que as células principais diminuem mais em número nos pteropodídeos. A junção esofagogástrica de Megachiroptera apresenta um vestíbulo cárdico desenvolvido com glândulas se estendendo para o interior do esôfago. A porção terminal do estômago, área de transição pilo-fundica, é alongada nas três espécies de Pteropodidae, apresentando uma mucosa com diminuição do número de células parietais e principais na direção da região pilórica.

Okon (1977) descreveu a anatomia funcional do canal alimentar em *Eidolon helvum* (Megachiroptera, frugívoro) e *Tadarida nigeriae* (Microchiroptera, insetívoro). Os destaques estão sintetizados a seguir. Inicialmente, o estômago do Megachiroptera apresenta regiões cárdica e fúndica expandidas, e há a presença de um esfíncter na junção esofagogástrica formado pela camada muscular externa. A mucosa e as glândulas gástricas são descritas como pouco profundas apresentando abundância de células parietais e principais. Na espécie de Microchiroptera o estômago apresenta-se do tipo simples, comum a muitos mamíferos, tendo um fundo cego pouco alongado. A superfície interna apresenta pregas longitudinais por todo o estômago e a mucosa apresenta abundância de células principais às parietais e mucosas do colo. As glândulas de Brünner são abundantes de ambos os lados do esfíncter pilórico na espécie de megachiroptera, enquanto que no microchiroptera estas estão restritas a submucosa duodenal. Não existe distinção morfológica entre os intestinos delgado e grosso, sendo ambos bem alongados e possuindo um comprimento cerca de 9 vezes a mais que o tamanho corporal na espécie frugívora. O

ceco e apêndice estão ausentes, e o cólon está ausente em *Tadarida nigeriae*, espécie que só possui reto, e presente em *Eidolon helvum*, mas apenas perceptível a nível histológico.

Bhide (1978) descreveu a distribuição e os aspectos histoquímicos das glândulas de Brünner em cinco espécies de morcegos indianos, a saber: uma espécie de Megachiroptera, *Pteropus giganteus giganteus* (Pteropodidae, exclusivamente frugívoro); e quatro espécies de Microchiroptera, *Taphozous longimanus* (Enballonuridae, insetívoro que se alimenta de insetos duros (quitinosos) como besouros), *Megaderma lyra lyra* (Megadermatidae, exclusivamente carnívoro alimentando-se de pequenos vertebrados), *Hipposideros speoris* (Hipposideridae) e *Miniopterus schreibersii* (Vespertilionidae), estes dois últimos também são insetívoros, porém se alimentam de insetos moles como mosquitos, moscas, borboletas e mariposas. Suas observações constataram a presença das glândulas de Brünner em ambos os lados do esfíncter pilórico na única espécie de Megachiroptera, enquanto que em todos os Microchiroptera estas estavam confinadas a uma pequena área do lado duodenal do esfíncter pilórico. Em todas as espécies estudadas estas glândulas apresentaram reação PAS-positiva, destacando a presença de mucinas neutras. Além de ter destacado os hábitos alimentares das espécies estudadas, seu estudo não fez nenhuma inferência significativa sobre a relação destas glândulas com os hábitos alimentares das espécies estudadas.

Forman *et al.* (1979) publicaram um capítulo no livro *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae III*, contendo uma revisão da literatura corrente sobre o trato alimentar de morcegos, compilando informações anteriormente descritas por Rouk e Glass (1970), Forman (1971a-b, 1972, 1973) e Rouk (1968, 1973). Entre as suas principais observações, dentro das características morfológicas em geral já descritas para o trato alimentar, podemos citar: o esôfago é estreito, com pregas longitudinais revestidas por um epitélio estratificado pavimentoso, podendo variar o seu grau de queratinização o que

provavelmente refletem adaptações relacionadas ao tipo de dieta particular das espécies; o estômago aparece como uma estrutura sacular de vários formatos e tamanhos com uma mucosa glandular em toda a sua extensão, com diferenças histológicas e histoquímicas nas suas regiões específicas (cárdica, fúndica e pilórica); e o intestino que difere pouco de outros grupos de pequenos mamíferos, apresentando os dois seguimentos típicos, delgado e grosso, o primeiro possui um curto duodeno distinto por uma notória largura, e o segundo não apresenta válvula íleo-cecal, ceco, apêndice e cólons ascendente e transversos sendo este somente restrito ao cólon descendente. Contrariando outros autores, Forman e colaboradores descreveram a presença de uma pequena ampola formada pela dilatação hipertrófica da camada muscular externa na junção entre os intestinos delgado e grosso, indicando ainda a presença abundante de tecido linfóide (nódulos das placas de Peyer) nesta região. Uma outra inferência destacada por Forman e seus colaboradores refere-se a presença das glândulas mucosas de Brünner, originariamente restritas a submucosa duodenal, condição que é observada na maioria dos filostomídeos, entretanto estas foram observadas em ambos os lados da junção gastroduodenal de *Sturnira lilium* e *S. ludovici*, mostrando-se ausentes em *Centurio senex*, *Chiroderma villosum*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyroides caraccioli*, *Vampyressa pusilla*, *V. nymphaea*, e *Vampyrops helleri*.

Bhide (1979) fez inferências sobre a anatomia, histologia e histoquímica do estômago do morcego vespertilionídeo *Miniopterus schreibersii*, e destacou que além dos tipos usuais de células encontrados na mucosa, um novo tipo celular foi observado, as células intersticiais da mucosa gástrica, que são pequenas, de forma irregular e com pouco citoplasma que se estende formando de dois a três prolongamentos, estas estão dispostas entre as células parietais e apresentam reação positiva ao PAS. Estas células por não terem sido descritas previamente, mantêm sua função exata desconhecida. Uma outra

característica observada diz respeito à presença de mucinas neutras na região pilórica e mucinas ácidas na mucosa superficial do ápice do fundo cego.

Bhide (1980) fez observações sobre a morfologia (anatomia, histologia e histoquímica) do estômago do morcego frugívoro indiano *Rousettus leschenaulti*, destacando que este apresenta as características típicas encontradas para o estômago de frugívoros, apresentando-se da forma tubular alongada com um vestíbulo cárdico desenvolvido e com um amplo fundo cego. Detalha a presença de uma prega da camada muscular circular interna na parte caudal do vestíbulo cárdico do lado esquerdo, separando-o do fundo cego, informando que esta mesma camada muscular forma o esfíncter na junção gástrico-duodenal. A mucosa apresenta pregas irregulares no fundo cego, enquanto que nas outras regiões do estômago estas estão organizadas de forma longitudinal e paralelas entre si. Dentre os tipos celulares usuais observados na mucosa predominam as células parietais. As glândulas gástricas mostraram-se PAS positivas (células da superfície e células mucosas do colo) destacando a presença de mucinas neutras e AB pH 2,5 positivas (células da superfície), que após o tratamento prévio com a enzima sialidase houve a redução desta positividade, mostrando também a presença de sialomucinas (mucinas ácidas). Há a presença de glândulas de Brünner na submucosa de ambos os lados do esfíncter pilórico, e ao longo do duodeno. As glândulas de Brünner encontradas ao longo do duodeno somente elaboram mucinas neutras, enquanto que àquelas observadas em ambos os lados do esfíncter pilórico produzem mucinas ácidas e neutras (AB pH 2,5 positivas e PAS positivas, respectivamente).

Agrawal e Gupta (1982) descreveram a morfologia e a histologia gástrica do morcego insetívoro *Rhinopoma kinneari* (Rhinopomatidae) em relação aos seus hábitos alimentares, destacando a forma sacular do estômago, com um curto fundo cego e piloro e

a presença de um esfíncter cárdico. As pregas gástricas apresentaram-se da forma longitudinal e paralela por todas as partes do estômago e as glândulas mostraram-se mais profundas e estreitas na região do corpo, com numerosas células parietais concentradas no istmo e colo das mesmas. As glândulas pilóricas consistem exclusivamente de células mucosas. As glândulas de Brünner foram observadas na junção gastroduodenal, somente no lado duodenal. Há uma boa descrição da estrutura dos diferentes tipos celulares encontrados na mucosa. Além dos autores citarem o emprego de colorações histoquímicas (eg. PAS), estes não fizeram menção aos resultados observados.

Phillips *et al.* (1984) promoveram um estudo comparativo sobre a ultraestrutura da mucosa gástrica em seis espécies de Microchiroptera que apresentavam dietas diferentes (*Pteronotus parnellii* – insetívoro (Mormoopidae); *Phyllostomus hastatus* e *P. elongatus* – omnívoros, *Carollia perspicillata* - frugívoro, *Artibeus lituratus* e *A. concolor* – frugívoros (Phyllostomidae)). As comparações ultraestruturais demonstraram ter um valor sistemático, bem como valor para determinação de padrões evolutivos a nível celular e tissular. As maiores diferenças genéricas foram encontradas entre os números e tipos de células enteroendócrinas, e principalmente às interações destas com outros tipos celulares dentro da mucosa. Outras diferenças interespecíficas foram observadas entre as células principais e seus produtos de secreção em relação à dieta e entre as células mucosas do colo. A análise histoquímica da secreção das células mucosas do colo entre as famílias mostrou pouca combinação com a dieta, enquanto que suas características ultraestruturais mostraram ser informativas para orientação taxonômica entre os morcegos. As células parietais também variaram consideravelmente entre os gêneros, baseando-se no grau dos canalículos intracelulares demonstrando que as espécies frugívoras apresentaram maior atividade dessas células.

Tedman e Hall (1985) descreveram a morfologia do trato gastrointestinal de duas espécies frugívoras de Megachiroptera, *Pteropus alecto* e *P. poliocephalus*, sob o ponto de vista anatômico, histológico e ultraestrutural. Adicionalmente, mediram o tempo de passagem do alimento através do tubo digestivo, sendo esta realizada com a administração de vários tipos de frutas cultivadas (papaia, maçã, pêra, banana, manga e uva) e confirmada pela marcação das frutas com sulfato de bário (25%/peso) + glicose (5%/peso). O tempo de trânsito variou de 12 a 34 minutos para as frutas cultivadas e aumentou para 44 minutos para as frutas marcadas. A morfologia do trato gastrointestinal nas duas espécies variou muito pouco. O estômago é descrito como alongado na porção terminal e expandido nas regiões cárdica e fúndica, esta última apresentando uma mucosa relativamente espessa com abundantes células parietais. O ceco e o apêndice estão ausentes. A mucosa intestinal em *P. poliocephalus* apresenta mais células caliciformes que a de *P. alecto*. O intestino grosso é curto e apresenta pregas longitudinais proeminentes e o reto não é distinto. Este trabalho representa a primeira publicação que inclui dados abrangendo todo o trato gastrointestinal observados à microscopia eletrônica de transmissão.

Yamada *et al.* (1984) realizaram um estudo imunocitoquímico sobre a distribuição e a frequência das células gastro-entero-pancreáticas (GEP) no hematófago *Desmodus rotundus*. Estes autores descrevem a presença de nove tipos celulares imunoreativos na mucosa para somatostatina, serotonina (5-hidroxitriptamina), glucagon, gastrina, glicentina, secretina, CCK (colecistoquinina), GIP (peptídeo inibidor gástrico) e neurotensina. Os quatro primeiros tipos foram observados na mucosa gástrica e duodenal, enquanto que todas elas também foram observadas na mucosa intestinal.

Ishikawa *et al.* (1985) fizeram um estudo morfológico do intestino do morcego insetívoro *Myotis frater kaguae* (Vespertilionidae). Destacando um padrão de vilosidades

digitiformes para todo o intestino delgado, e a presença de uma zona intermediária ileo-cólica na superfície luminal do intestino, porém esta distinção não pode ser observada externamente. Os autores descrevem também a ausência de ceco, apêndice, *taenia coli* e *haustra coli*. E salientam que as características histológicas e estruturais dos intestinos observadas não diferem daquelas descritas para outros quirópteros.

Studholme *et al.* (1986) descreveram comparativamente o padrão da divergência celular e evolução da mucosa gástrica (fúndica) em dois gêneros de morcegos filostomídeos, *Trachops cirrhosus* (Phyllostominae, carnívoro e principalmente se alimenta de pequenos anfíbios) e *Chiroderma trinitatum* e *C. villosum* (Stenodermatinae, frugívoro), por meio de microscopia eletrônica de transmissão. As observações relatam que as fossetas gástricas de *Trachops* são profundas enquanto que as de *Chiroderma* são rasas, destaca ainda a presença dos vários tipos celulares característicos encontrados nas glândulas fúndicas. As células parietais são menos abundantes e ativas em *Trachops* do que em *Chiroderma*, enquanto que as células mucosas do colo apresentaram-se mais numerosas. As células principais estiveram restritas a base das glândulas fúndicas em *Trachops*, e produziam um material elétrondenso, enquanto que em *Chiroderma* estas células representaram cerca de 75% do conteúdo celular das glândulas e produziam um material pálido. Em *Trachops* foi possível identificar dois tipos de células enteroendócrinas (A (=glucagon) e D (=somatostatina)), enquanto que em *Chiroderma* quatro tipos foram observados (A, EC_n (=serotonina) D₁ (=VIP/motilina/bombesina?), e G (=gastrina)). Concluíram que, de certa forma, a estrutura da mucosa gástrica de *Trachops* se assemelha àquela encontrada nos gêneros *Phyllostomus* (omnívoro) e *Pteronotus* (insetívoro). Enquanto que as peculiaridades de *Chiroderma* se assemelhavam às do gênero *Artibeus* (frugívoro), destacando ainda que seu estômago é similar ao do megaquiróptero *Eidolon*

helvum. Neste sentido, sugere que uma convergência histológica possa ter ocorrido na evolução do estômago dos morcegos frugívoros das subordens Megachiroptera e Microchiroptera.

Yamada *et al.* (1988) valendo-se de métodos imunohistoquímicos caracterizaram a presença de onze tipos de células imunoreativas para serotonina, somatostatina, gastrina, enteroglucagon, motilina, CCK, GIP, secretina, neurotensina, glucagon pancreático e polipeptídio pancreático bovino (BPP) no tubo digestório de dois morcegos insetívoros *Pipistrellus abramus* e *Plecotus auritus* (Vespertilionidae). Segundo os autores somente cinco dos onze tipos ocorreram no estômago, porém todos os onze foram observados no intestino, variando, entretanto sua distribuição e frequência relativa.

Baitinger *et al.* (1991) descreveram a morfologia da cárdia e do piloro no morcego insetívoro *Nyctalis noctula*. Neste trabalho os autores relataram que na junção esofagogástrica a transição epitelial projeta-se para o interior do estômago, e que na região cárdica foi observado a presença de um esfíncter interno. Na junção gastroduodenal foram observadas glândulas de Brünner somente numa estreita área da submucosa duodenal, formando um “*glandular torulus*” que estreita o lúmen nesta região. O autor destaca adicionalmente, uma peculiaridade desta espécie referente a ausência de um esfíncter anatômico na região pilórica.

Bhati (1992) realizou uma nota sobre a distribuição e histoquímica das glândulas de Brünner em dois morcegos insetívoros *Taphozous perforatus* (Emballonuridae) e *Hipposideros fulvus* (Rhinolophidae) destacando que estas estavam restritas a submucosa duodenal em pequena extensão após o esfíncter pilórico, 1,3mm e 0,9mm, respectivamente. Detalha que estas secretam mucinas neutras conforme fora demonstrado

histoquimicamente pela reação positiva somente ao PAS, dentre as outras colorações empregadas (AB pH1,0 e pH2,5, separadamente e com testes para ferro coloidal).

Makanya e Maina (1994) promoveram um estudo macroscópico, microscópico e estrutural do trato gastrointestinal do morcego insetívoro *Rhinolophus hildebrandti* (Rhinolophidae) citando o estômago como de forma simples e sacular, com fundo cego arredondado e desenvolvido, e o piloro ligeiramente alongado. Suas principais observações basearam-se na porção intestinal do trato, relatando o intestino como curto e com diâmetro quase uniforme, não observaram a presença de ceco, apêndice e cólon no intestino grosso, sendo este último formado exclusivamente por um curto e calibroso reto. A mucosa do intestino delgado é descrita apresentando vilosidades que variavam em disposição, na parte proximal assemelhavam-se a “favos-de-mel” e na distal como pregas transversais, na porção retal as pregas dispunham-se em padrão geométrico formando pequenas câmaras que lembravam a região do retículo do estômago dos ruminantes. A estrutura observada em *R. hildebrandti* é sugestiva de um aumento de área de superfície com reduzido volume de alimento, o que permite a espécie reduzir seu peso e aumentar a demanda de vôo, que pode chegar até 53 minutos ininterruptos, enquanto captura mariposas e besouros.

Makanya (1997) realizou um estudo da morfologia do intestino do morcego insetívoro *Miniopterus inflatus* (Vespertilionidae), fazendo uma breve inferência ao estômago, que o caracterizou como de forma simples e sacular, similar àquele observado em *Rhinolophus hildebrandti* (Makanya e Maina, 1994). Seus achados para a porção intestinal também foram similares àqueles observados para *R. hildebrandti*, entretanto neste ele fez menção às glândulas de Brünner constatando sua ausência na submucosa duodenal.

Em sua mais recente publicação, Makanya e colaboradores (2001) descreveram a morfologia e morfometria do trato gastrointestinal no morcego frugívoro *Epomophorus wahlbergi* (Megachiroptera, Pteropodidae). Os autores destacam que o estômago desta espécie apresenta-se similar ao tipo dos carnívoros, sendo amplo e alongado. O fundo cego é arredondado, e o corpo se afunila no sentido do piloro, que também se apresenta alongado e recurvado anteriormente. Toda a superfície luminal observa-se rugas largas estendendo-se longitudinalmente na direção do esfíncter pilórico. Não existe distinção externa entre os intestinos, porém internamente a parte inicial do intestino delgado apresentou vilosidades ramificadas e anastomosadas, enquanto que na sua porção caudal estas se mostraram digitiformes. O intestino grosso, constituído somente pelo cólon e reto, apresentou pregas longitudinais em sua extensão. Este trabalho proveu dados sobre a ultraestrutura dos enterócitos e seu papel na absorção de nutrientes da forma direta e através de pinocitose. Adicionalmente, apresentam uma boa discussão sobre a fisiologia intestinal a partir de uma análise morfométrica das microvilosidades (comprimento, distância, diâmetro e densidade), e comparam seus dados com outros trabalhos disponíveis na literatura (Keegan e Mödinger, 1979 e Makanya et al, 1997).

Gadelha-Alves (2004) realizou um estudo da histomorfologia comparada do tubo digestório (intestinos) em filostomídeos (*Phyllostomus hastatus*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Sturnira lilium* e *Desmodus rotundus*). O autor sublinha a não distinção macroscópica entre os intestinos delgado e grosso, e neste último a ausência de ceco e apêndice. Adicionalmente, produz uma descrição detalhada da histologia dessas duas regiões intestinais, descrevendo o formato e a disposição das vilosidades observadas na porção média e distal do intestino delgado de cada espécie estudada.

Rozensztranch e Apfel (submetido) descreveram os aspectos histológicos e histoquímicos do estômago do morcego insetívoro *Molossus molossus* (Molossidae). Os autores fazem referência à forma simples e sacular do estômago, e a sua estrutura típica de quatro camadas; a superfície interna é caracterizada por pregas longitudinais e paralelas nas porções tubulares do estômago, e irregulares no fundo cego; as glândulas cárdicas e pilóricas são constituídas exclusivamente por células mucosas, enquanto que as fúndicas caracterizam-se pela abundância de células parietais no istmo e colo das glândulas, e as principais restritas a base. A histoquímica destaca positividade ao PAS e ao AB por todo o epitélio superficial e das criptas somente na região cárdica e fúndica; enquanto que as glândulas pilóricas e as de Brünner apresentam reação fraca ao PAS e negativa ao AB, estando as últimas restritas à submucosa duodenal.

Conforme pode ser constatado na revisão da literatura supracitada, o trato digestivo dos quirópteros apresenta-se especializado macro e microscopicamente, principalmente quando são analisados sob a perspectiva de quirópteros de hábitos alimentares diferentes.

Gimenez (1993) pondera que a maioria dos estudos morfológicos em morcegos possui objetivos meramente descritivos ou funcionais, compreendendo comparações entre grupos filogeneticamente pouco relacionados e baseados freqüentemente em uma única espécie. Neste mesmo aspecto Forman (1972) considera que esses estudos deixaram inúmeras lacunas no conhecimento dos padrões de variação do estômago.

Estudos comparativos da morfologia do trato digestório dos quirópteros poderão contribuir para o conhecimento das relações filogenéticas deste grupo, proporcionando dados sobre a radiação adaptativa conhecida para esses mamíferos voadores (Forman *et al.*, 1979).

Estes estudos comparativos podem adicionalmente subsidiar a postulação de hipóteses para o entendimento das relações entre os hábitos alimentares e a fisiologia digestiva de morcegos neotropicais (Bhide, 1979).

Em síntese, novos trabalhos da morfologia comparada do trato digestório dos quirópteros, que apresentem uma estratégia de abordagem estruturada no contexto filogenético, deverão propiciar contribuições importantes para a compreensão da história evolutiva da Ordem.

MATERIAL E MÉTODOS

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. AMOSTRA

Utilizamos em nosso estudo uma amostra de 80 morcegos adultos caracterizando uma diversidade de 12 gêneros representantes de todas as subfamílias sul-americanas de Phyllostomidae, a saber: Desmodontinae: *Desmodus* e *Diaemus*; Glossophaginae: *Glossophaga* e *Anoura*; Phyllostominae: *Mimon*, *Phyllostomus* e *Chrotopterus*; Carollinae: *Carollia* e Stenodermatinae: *Artibeus*, *Platyrrhinus*, *Uroderma* e *Sturnira*.

A maioria do material é procedente de capturas realizadas nas seguintes localidades: Rio das Ostras e Carmo no Estado do Rio de Janeiro, e da região da Serra da Bodoquena no Estado do Mato Grosso do Sul. Destas, as localidades de Carmo-RJ e Serra da Bodoquena-MS mostraram ser as melhores áreas para a obtenção das amostras para o desenvolvimento de nosso estudo devido à diversidade de morcegos amostrada; a primeira com n=183 (sendo 03 famílias, 17 gêneros e 21 espécies) e a segunda com n=235 (sendo 06 famílias, 16 gêneros e 21 espécies). Além das capturas, utilizamos também amostras de material depositado em meio-líquido na coleção do Setor de Mastozoologia do Departamento de Vertebrados do Museu Nacional / UFRJ, procedentes da região de Serra da Mesa no Estado de Goiás, e do Rio São Francisco no Estado da Bahia.

As expedições realizadas em Carmo foram conduzidas na localidade Fazenda Providência, NO do Estado do Rio de Janeiro, localizada às margens da rodovia RJ-160 no Km 3,7 (Lat. 21°56'S, Long. 42°37'W). Sua altitude é de aproximadamente 254m e situa-se às margens do rio Paraíba do Sul, divisa entre os estados do Rio do Janeiro e Minas

Gerais. Esta região apresenta duas estações bem definidas: seca, compreendida entre março a agosto; e chuvosa, entre os meses de setembro a fevereiro.

A Serra da Bodoquena (Lat. 19°48'–22°16' S, Long. 56°32'–57°24' W) está localizada na porção sudeste do Estado do Mato Grosso do Sul, abrangendo os municípios de Jardim, Bonito e Bodoquena. Esta região está inserida na bacia hidrográfica do Rio Paraguai (sub-bacias do Rio Miranda e Rio Aquidauana) e é cortada pelos Rios: do Peixe, Miranda, Formoso, Formosinho, Perdido e Sucuri. Constitui-se em um planalto alongado no sentido norte-sul, escarpado a oeste, e suavemente inclinado à leste, onde faz transição gradual para a planície de inundação do Rio Miranda, sua porção central é caracterizada por um maciço rochoso elevado com altitudes que variam de 450 a 650m. Apesar de fazer parte do domínio fitogeográfico do Cerrado, a Serra da Bodoquena apresenta clara influência dos biomas adjacentes (Mata Atlântica, Pantanal e Chaco).

O material foi coletado sob autorização do IBAMA (licença no. 103/2000 – DIFAS / DIREC) e encontra-se depositado na coleção de meio-líquido do Setor de Mastozoologia do Departamento de Vertebrados do Museu Nacional / UFRJ. Os números de tombo dos espécimes utilizados encontram-se listados no Apêndice.

3.2. METODOLOGIA DE COLETA

Para a obtenção do material, foram realizadas 7 expedições no período compreendido entre julho de 1999 e fevereiro de 2001, em conjunto com a equipe de pós-graduandos e pesquisadores do Laboratório de Sistemática e Evolução de Mamíferos

(Museu Nacional - UFRJ) e do Laboratório de Biodiversidade Molecular (Instituto de Biologia – UFRJ).

Métodos de captura de quirópteros tradicionais foram utilizados, que consistem na utilização de redes japonesas “Mist-nets” (redes de neblina) de malhas de 2x2 cm, com 2,5 metros de altura por 10 metros de comprimento e com 4 ou 5 cordões longitudinais para a fixação (Prancha 2).

As redes foram armadas presas a bambus, ao entardecer, nas saídas de prováveis refúgios diurnos das espécies, como por exemplo, cavernas, grutas e frestas em formações rochosas; e em corredores próximos a lagos, cachoeiras e árvores frutíferas (Prancha 2, Figs. 1 e 2). Alguns indivíduos foram capturados manualmente e com puçá em cavernas e fendas em rochas. As redes ficavam abertas num período de 7 horas (17 às 24 horas), e revisadas a cada 20 minutos para a retirada dos indivíduos que ficavam emaranhados (Prancha 3, Fig. 1). Quando retirados, eram acondicionados em gaiolas ou em sacos de pano (Prancha 3, Figs. 2A e 2B) e transportados para a base da expedição, onde eram identificados e mantidos até o dia seguinte à captura quando ocorria todo o procedimento para a obtenção das amostras do trato digestório (Prancha 4). A manutenção em cativeiro dos espécimes sem alimentação se fazia por um mínimo de 10 horas, manobra esta importante para a eliminação de resíduos alimentares e a conseqüente limpeza do trato digestório (Forman, 1972).

Foram realizadas 5 expedições a Carmo-RJ (entre julho de 1999 a outubro/novembro de 1999) e cada uma teve em média 5 noites de trabalho. Durante estas expedições foram armadas ao entardecer 5 redes de neblina por noite, totalizando 21.875m² de rede por hora.

Realizamos duas expedições a Serra da Bodoquena-MS, a primeira durante o período de 23 de junho a 10 de julho de 2000, e segunda entre 24 de janeiro e 06 de fevereiro de 2001, cada uma teve uma média de 10 noites de trabalho. Durante estas expedições foram armadas 5 redes de neblina por noite, perfazendo um esforço de captura de 17.500 m² de rede por hora.

3.3. PREPARAÇÃO DAS AMOSTRAS

Para o sacrifício, os animais capturados foram submetidos à anestesia por inalação com éter sulfúrico e antes da sua dissecação estes foram pesados em dinamômetros Pesola® de 30g, 100g ou 300g (precisão de 0,25g, 1g e 2g, respectivamente). Os animais foram presos com alfinetes em uma placa de cortiça em decúbito dorsal, prosseguindo-se a sua dissecação para a retirada do trato digestório.

Para a dissecação uma incisão mediana foi realizada iniciando-se aproximadamente 1,0 cm acima da genitália externa indo até a região cervical, seguida de duas incisões laterais a partir dos seus extremos em direção aos membros anteriores (superiores) e posteriores (inferiores). Este método de dissecação possibilitou um amplo acesso à área de estudo (Prancha 5).

Após a incisão, as paredes (pele, tela subcutânea e camada muscular e serosa) foram rebatidas lateralmente, e uma toracotomia foi realizada, objetivando a retirada do coração e pulmões, e permitindo o acesso ao esôfago. O diafragma, também foi seccionado na altura do hiato esofágico, liberando a junção esofagogástrica. Os órgãos abdominais, que compõem a maior parte do trato, foram gradualmente tracionados anteriormente e as porções que apresentam mesos, omentos e ligamentos foram divulsionadas e “descoladas” da parede abdominal posterior. Tal procedimento evasivo permitiu perfazer a ressecção do

trato digestório nas suas extremidades opostas em pontos mais extremos possíveis (o esôfago na altura da borda cervical inferior e o reto ao nível da junção reto-anal).

Após a retirada do trato digestório, este foi fragmentado em suas porções anatômicas e os fragmentos imediatamente imersos em salina biológica numa placa de Petri, para lavagem e retirada do excesso de sangue e detritos.

O estômago dos espécimes foi identificado, separado das demais porções do trato digestório e após sua lavagem, foi fixado por imersão em Formol 10% tamponado (24 a 48 horas). As outras porções do trato digestório também foram preservadas, sendo estas enroladas em gaze, identificadas e fixadas separadamente, pelo mesmo fixador já citado para futuros estudos morfológicos.

Após a dissecação, os animais foram analisados biometricamente, utilizando-se para tal, um paquímetro eletrônico Mitutoyo com precisão de 0,01 mm (Prancha 4, Fig. 2), suas medidas foram aferidas e anotadas em protocolo próprio.

Como etapa final, realizou-se a fixação do corpo dos animais em Formol 10% em câmara úmida por 12 horas, prosseguindo seu registro na Coleção Científica do Setor de Mastozoologia do Departamento de Vertebrados do Museu Nacional / UFRJ, onde estes permanecem conservados em álcool 70% para outras finalidades científico-acadêmicas posteriores. Todos os dados obtidos durante o trabalho foram anotados em protocolos de pesquisa próprios (Protocolos I e II).

3.4. FOTOMACROGRAFIA

As fotomacrografias observadas nas pranchas 02-05 e 07-30 do Atlas Iconográfico foram realizadas em equipamento digital Nikon Coolpix 995 (E995 – Japan), 3.3 megapixels, Zoom Nikkor 4x, 8-32mm, 1:2.6-5.1.

PROTÓCOLOS I E II

MORFOLOGIA COMPARADA DA MORFOLOGIA DO ESTÔMAGO E DA JUNCÃO GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE

PROTÓCOLO Nº. CP_____

1 - DADOS GERAIS:

Espécie capturada: _____

Local de Captura: _____

Coletor(es): _____

Habitat : _____

Data da coleta : ____/____/____ Data do sacrifício : ____/____/____

Nº Coleção : _____ Sexo: () fêmea () macho

PROTÓCOLO DE LABORATÓRIO Nº: LB_____

2 - DADOS BIOMÉTRICOS:

Peso Animal: _____ g Cabeça-Corpo: _____ mm

Cauda: _____ mm Envergadura: _____ mm

Comp. total: _____ mm Braço: _____ mm

Antebraço: _____ mm Comp. Tíbia: _____ mm

Comp. pé: _____ mm Orelha: _____ mm

MORFOLOGIA COMPARADA DA MORFOLOGIA DO ESTÔMAGO E DA JUNCÃO GASTRODUODENAL DE MORCEGOS DA FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE

PROTÓCOLO Nº LB_____

1- DADOS GERAIS:

PROTÓCOLO DE CAMPO Nº: CP_____

Nº VIDRO: _____ TOMBO : MN_____

2 - MODELO DO ESTUDO:

Macroscopia () - Microscopia ()

3 - DADOS HISTOLÓGICOS:

Fixador: _____

Nº Bloco: _____ Nº Lâminas: _____

Espessura do corte: _____ µm

Colorações: _____

4 - FOTOMICROGRAFIA: () sim () não Nº Lâmina(s): _____

5 - OBSERVAÇÕES:

3.5. ESTUDO MORFOLÓGICO

3.5.1. Anatomia Macroscópica

Um estômago de cada espécime foi destinado ao estudo macroscópico. Estes, após prévia fixação por formol 10% tamponado por 48 horas, foram clivados no plano frontal e os aspectos da anatomia externa e da superfície interna do órgão foram observados nas suas duas metades e previamente fotografados utilizando o supracitado equipamento digital. As fotomacrografias obtidas foram utilizadas para a realização dos respectivos desenhos que podem ser observados nas pranchas 7-37 do Atlas Iconográfico. Maiores detalhes que não puderam ser observados nas fotomacrografias foram visualizados diretamente ao microscópio estereoscópico Leica MZ6 e detalhados nos desenhos com o auxílio de câmara clara acoplada a este.

3.5.2. Microscopia Óptica

3.5.2.1. Processamento de Rotina

Para este estudo prosseguiu-se a técnica histológica de rotina até a inclusão definitiva em parafina (Quadro 2).

Obtivemos fragmentos histológicos com microtomia de espessura 6µm. Depois de realizada a microtomia, as lâminas, eram colocadas em estufa a 37°C por 24 horas para que houvesse uma perfeita aderência dos cortes às lâminas para dar prosseguimento aos métodos de coloração.

Quadro 2 – Descrição da técnica histológica de rotina

- **Desidratação:** concentrações crescentes de álcool etílico (80°, 90° e absoluto) durante 1 hora em cada em temperatura ambiente;
- **Clarificação:** em 2 banhos sucessivos de 1 hora cada em xilol;
- **Impregnação:** imersão em 2 banhos sucessivos de 1 hora cada em parafina a 56-58°C em estufa;
- **Inclusão definitiva:** em parafina a 56-58°C em temperatura ambiente.

3.5.2.2. Métodos de Coloração

Utilizamos para o estudo microscópico, métodos de coloração histológicos e histoquímicos (Quadro 3), a fim de nos proporcionar melhores observações e análises dos preparados histológicos.

Quadro 3 - Descrição dos métodos de coloração

- **Hematoxilina e Eosina:** coloração de rotina.
- **Tricrômico de Mallory:** tecido conjuntivo em geral.
- **Ácido Periódico-Reativo de Schiff:** para glicoproteínas neutras.
- **Alcian Blue pH2,5:** para glicosaminoglicanas ácidas carboxiladas e a maioria das proteoglicanas.
- **Picro-sirius red:** para identificar o colágeno fibrilar e a organização da trama colágena.
- **Resorcina-Fucsina de Weigert:** para fibras do sistema elástico.
- **Método de Grimelius:** impregnação por prata para células enteroendócrinas (argirófilas).

A coloração pela Hematoxilina-Eosina (Delafield, 1885), ou mais comumente denominado H-E, é o método mais utilizado na rotina histológica. Seus corantes, hematoxilina e eosina agem como base e ácido, respectivamente. Sendo assim, a hematoxilina como corante básico, atua sobre as estruturas celulares caracteristicamente ácidas, que são chamadas de basófilas. Todos os núcleos são corados em púrpura ou azul escuro pela hemateína associada ao alumínio que atua como mordente. A hemateína é originada pela oxidação da hematoxilina quando exposta à luz. A eosina por ser um corante ácido age sobre as estruturas básicas que são chamadas acidófilas, corando o citoplasma em rosa (Bancroft e Cook, 1994).

O método de coloração pelo Tricrômico de Mallory (Mallory, 1905) foi um dos primeiros métodos tricrômicos de coloração a utilizar três corantes: a fucsina ácida, o orange G e o azul de anilina. Permite uma perfeita diferenciação entre tecido muscular, fibras colágenas e eritrócitos. O colágeno destaca-se por apresentara uma coloração azul; o músculo cora-se em vermelho e os eritrócitos em laranja. A hematoxilina foi usada primeiramente à coloração tricrômica para evidenciarmos os núcleos em roxo, o que proporcionou melhores resultados à técnica (Bancroft e Cook, 1994).

A reação ao ácido periódico-reactivo de Schiff (PAS) (Schiff, 1866; Mc Manus, 1946) é um método clássico e frequentemente utilizado para a identificação da presença de glicoproteínas neutras e glicogênio após liberação dos grupos aldeídicos por agentes hidrolisante. A reação baseia-se na oxidação, pelo ácido periódico, de grupamentos hidroxilas vizinhos na cadeia da macromolécula, formando grupamentos aldeídicos que combinados com o reativo de Schiff formam um componente insolúvel, corado de magenta a vermelho grená, a reação PAS-positiva (Bancroft e Stevens, 1996).

A reação ao Alcian blue pH2,5 (AB) (Steedman, 1950), que é uma fitalocianina cúprica solúvel em água e de estrutura química básica, cora especificamente proteoglicanas ácidas intensamente e permanentemente em azul. Variando o pH da solução obtém-se maiores informações a respeito dos seus diferentes tipos. Utilizamos esta técnica no pH2,5 que evidencia alterações nas glicosaminoglicanas carboxiladas e fosfatadas, havendo entretanto reação da maioria das proteoglicanas (Bancroft e Cook, 1994).

A técnica do Picro-sirius red (Junqueira *et al.*, 1978 e 1979, Montes *et al.*, 1980) é utilizada para o estudo da organização da trama colágena com uma sugestiva distribuição dos colágenos tipo I e III, quando sob luz polarizada. O colágeno tipo I pode se apresentar como espessas e birrefringentes fibras vermelhas, enquanto áreas com abundante colágeno tipo III ou colágeno tipo I jovem mostram delgadas e fracamente birrefringentes fibras esverdeadas ou amarelo-alaranjado.

O método de coloração pela Resorcina-Fucsina de Weigert (Weigert, 1898) é um método seletivo para a identificação das fibras do sistema elástico (elásticas, elaunínicas e oxitalânicas) demonstrando muito bem as fibrilas mais delicadas, corando-as em marrom, violeta ou azul-escuro a negro. Quando a técnica é utilizada com prévia oxidação pelo monopersulfato de potássio (oxona) ocorre, além da coloração normal para as fibras elásticas e elaunínicas, a coloração de fibras elásticas imaturas, ou seja, as fibras oxitalânicas. Sem oxidação prévia distinguimos somente fibras elásticas e elaunínicas (Bancroft e Cook, 1994).

Existem várias técnicas histoquímicas para se evidenciar os grânulos citoplasmáticos das células enteroendócrinas do trato gastrointestinal, que sabidamente se coram de marrom a negro pela sua redução por sais de prata presente na técnica de coloração empregada (Santos e Zucoloto, 1996). Utilizamos o método de Grimelius (Grimelius,

1968) por ser uma técnica que cora todas as células argirófilas do trato gastrointestinal, com exceção das células D, produtoras de somatostatina; bem como por que todas as células enteroendócrinas do trato gastrointestinal apresentam reação argirófila positiva, caracterizando assim uma maior população de tipos de células endócrinas (Santos e Zucoloto, 1996). Apesar da ampla utilização da técnica, a base citoquímica para esta reação ainda não é totalmente conhecida, sendo sugerida uma possível relação com a presença de sialoglicopeptídios com uma ligação β_{1-4} -glicosídica (Bancroft e Cook, 1994).

3.5.2.3. Fotomicrografia

Utilizamos para o exame microscópico e análise comparativa dos preparados histológicos o microscópio Olympus CBA.

As imagens observadas nas pranchas 6, 38-67 e 69-169 do Atlas Iconográfico foram digitalizadas no Laboratório de Videomicroscopia e Análise de Imagens do Departamento de Farmacologia e Ciências Fisiológicas da UERJ. Para tal, utilizamos um equipamento composto por um microscópio Olympus BX40 (Olympus, Japão) com objetivas planacromáticas com correção para o infinito (10x, 20x, 40x e 100x) acoplado a câmera de vídeo Optronics (Optronics Inc., USA) e interligado ao microcomputador IBM-PC Pentium III 750 MHz 512 Mb RAM. O software de aquisição de imagens da própria câmera (Digital Camera Aquire) foi utilizado para digitalização das amostras. As imagens obtidas foram tratadas no mesmo computador utilizando-se o software Adobe Photoshop 6.0 em ambiente Windows 98.

RESULTADOS

4. RESULTADOS

4.1. ESTUDO MACROSCÓPICO

O estômago de todos os representantes da Família Phyllostomidae apresenta-se como uma dilatação sacular do tubo digestório localizada à esquerda da cavidade abdominal e logo abaixo do diafragma. Na maioria dos filostomídeos, o estômago apresenta quatro regiões morfológicas distintas: cárdica, fundo cego, fúndica (incluindo a transição pilo-fúndica) e pilórica (Prancha 6). Suas torções produzem uma estrutura saculiforme com uma pequena curvatura ou curvatura menor, de posição anterior, e uma grande curvatura ou curvatura maior posicionada posteriormente (Prancha 6). Como aberturas de entrada e saída do alimento no órgão, existem dois orifícios. O orifício cárdico, geralmente mais superior, encontra-se voltado ventralmente e delimita a entrada do estômago. Este caracteriza a região circundada pela junção esofagogástrica. Enquanto que, o orifício pilórico usualmente é inferior e posicionado dorsalmente, limitando a saída e a junção gastroduodenal. O vestíbulo cárdico, observado em alguns representantes de Phyllostomidae, representa uma pequena dilatação da região cárdica desde a junção esofagogástrica até o início da pequena curvatura, estando demarcado externamente por uma depressão denominada incisura cárdica. Já o orifício pilórico apresenta uma válvula em forma de funil, o esfíncter pilórico, que se encontra voltado para a entrada do duodeno (Prancha 6). Na região onde o esfíncter pilórico se localiza há freqüentemente uma pequena depressão externa, a constrição pilórica (Prancha 6). Na região fúndica próxima à junção com o piloro observa-se freqüentemente na superfície externa o sulco angular, enquanto que próximo da metade da região pilórica em direção ao esfíncter pilórico, pode ser observado o sulco intermédio (Prancha 6).

Embora em linhas gerais o estômago de Phyllostomidae seja aparentemente similar destacam-se, porém grandes variações em seu aspecto morfológico. Todas as descrições morfológicas descritas nos próximos parágrafos foram baseadas na localização do estômago dentro da cavidade abdominal (*in situ*). Uma síntese das variações macroscópicas do estômago encontra-se sumarizadas na Tabela 1.

SUBFAMÍLIA DESMODONTINAE (Pranchas 7-10, Figs. 1A e 1B; Pranchas 38 e 39)

O estômago dos dois hematófagos, *Desmodus rotundus* e *Diaemus youngii*, foram os que apresentaram as mais drásticas modificações anatômicas, particularmente caracterizadas por um alongamento do fundo cego, originando-se da JEG. Entretanto, diferenças entre as duas espécies são registradas. *Desmodus* apresenta um fundo cego bem mais alongado e com um diâmetro estreito e aproximadamente uniforme. Já o fundo cego de *Diaemus* é descrito como ligeiramente curto e largo e de formato cônico, com um estreitamento na sua porção inicial. Em ambas espécies não é observável o esfíncter cárdico na JEG; contudo, um pequeno esfíncter pilórico aproximadamente simétrico é reconhecido na JGD. Ambas as JEG e JGD estão aproximadas e voltadas para o lado direito. O vestíbulo cárdico é ausente, e a região pilórica é indistinta anatomicamente. A superfície interna da mucosa que se estende ao longo do comprimento do órgão, apresenta delicadas pregas longitudinais e paralelas entre si, porém tortuosas e com numerosas anastomoses.

SUBFAMÍLIA GLOSSOPHAGINAE (Pranchas 11-14, Figs. 1A e 1B; Pranchas 40 e 41)

As espécies nectarívoras *Glossophaga soricina* e *Anoura caudifera* apresentaram grande semelhança morfológica, ambos são saculares e arredondados, com formato tipo “feijão”. O estômago de *Glossophaga* apresenta o fundo cego pouco dilatado e

arredondado, já em *Anoura* o fundo cego é muito mais dilatado e arredondado. A grande curvatura apresenta-se muito mais pronunciada no plano frontal do que no transversal, determinando uma forma aproximadamente arredondada do órgão, já a pequena curvatura é curta e aprofundada. JEG apresentando uma angulação quase retilínea e penetra no estômago próximo ao seu centro, abertura cárdica estreita e vestíbulo cárdico pouco desenvolvido (pequeno) em ambas as espécies. Incisura cárdica pronunciada e acompanhada por um pequeno espessamento da camada muscular. JGD ligeiramente acima da JEG e recurvada anteriormente. Esfíncter pilórico assimétrico, tendo maior desenvolvimento no lado da grande curvatura. Toda a superfície interna dos estômagos desses Glossophaginae apresenta um revestimento de mucosa com um padrão de pregas organizadas de forma longitudinal e paralela através de toda a região fúndica e pilórica até atingir o vestíbulo cárdico, que são melhores observadas ao longo da pequena curvatura. No centro da região fúndica as pregas apresentam-se ligeiramente onduladas. Pregas no fundo cego encontram-se orientadas longitudinalmente nas superfícies ventral e dorsal e dispostas radialmente nas superfícies anterior e posterior.

SUBFAMÍLIA PHYLLOSTOMINAE (Pranchas 15-20, Figs. 1A e 1B, Pranchas 42-44)

O estômago do morcego onívoro *Phyllostomus hastatus* (Pranchas 15-16, Figs. 1A e 1B; Prancha 42) é grande com aspecto reniforme, alongado e simétrico; superfície ventral marcadamente curvada no plano frontal, e superfície dorsal convexa, com a pequena e a grande curvaturas aproximadamente paralelas, porém sendo a última extremamente arredondada. JEG aproximadamente retilínea e unindo-se perpendicularmente ao estômago, demarcando um vestíbulo cárdico curto que se estende até a junção com a curvatura menor. Incisura cárdica rasa resultante da expansão anterior do fundo cego, esfíncter cárdico não evidente. JEG localizada em altura mais elevada que a JGD. Região

fúndica ampla, tubular e afunilada, com a superfície do lado da grande curvatura mais acentuada, a qual origina um arredondado e dilatado fundo cego. Próximo à região pilórica, há um estreitamento da região fúndica caracterizado por uma constrição externa pronunciada, o sulco angular, a partir deste ponto inicia a estreita e ligeiramente alongada região pilórica que se afunila até atingir o esfíncter pilórico. Esfíncter pilórico assimétrico sendo mais desenvolvido do lado da grande curvatura, projetando-se na direção do duodeno e demarcando um estreito orifício gastroduodenal. Superfície interna apresentando um padrão de pregas largas e dispostas longitudinalmente margeando a pequena curvatura no sentido vestíbulo cárdico para o piloro; no fundo cego e ao longo da grande curvatura as pregas são mais curtas projetando-se de forma radiada, muitas delas tem a forma irregular (ondulada) e se estendem no sentido dorso-ventral do estômago *in situ*.

O estômago de *Chrotopterus auritus* (carnívoro) (Pranchas 17-18, Figs. 1A e 1B; Prancha 43) é muito similar em forma geral ao de *Phyllostomus*, entretanto apresenta algumas diferenças morfológicas. O fundo cego é menos desenvolvido, não há vestíbulo cárdico e a incisura cárdica não é evidente. JEG e JGD aproximadamente no mesmo nível. Não evidente a presença de um sulco angular na região pilórica. O esfíncter pilórico é semelhante ao de *Phyllostomus*. A superfície interna apresenta padrão de pregas ligeiramente tortuosas, comparáveis àquelas observadas em *Phyllostomus* na margem da pequena curvatura; enquanto que no piloro estas são igualmente longitudinais e paralelas, e radiadas no lado da grande curvatura.

O estômago do morcego insetívoro *Mimon bennetii* (Pranchas 19-20, Figs. 1A e 1B; Prancha 44) apresentou o aspecto morfológico geral quase similar ao dos outros Phyllostominae, porém este apresenta um menor tamanho. O fundo cego é bastante

desenvolvido e mais anguloso na sua porção terminal. A incisura cárdica é a mais proeminente das espécies de Phyllostominae estudadas, porém o vestíbulo cárdico é pequeno. A JEG apresenta uma angulação quase retilínea e localiza-se próximo a região central do estômago, e acima da JGD. Sulco angular menos desenvolvido do que o de *Phyllostomus*. Esfíncter pilórico simétrico, diferente das demais espécies de Phyllostominae estudadas. Padrão de pregas da superfície interna similar às daquelas de *Phyllostomus*, porém são ligeiramente menos desenvolvidas principalmente na região do fundo cego.

SUBFAMÍLIA CAROLLIINAE (Pranchas 21-22, Figs. 1A e 1B; Prancha 45)

O estômago da espécie frugívora *Carollia perspicillata* apresenta formato sacular alongado e recurvado anteriormente, principalmente no que se refere à região pilórica, determinando um aspecto de alça em “U”. Superfície ventral pronunciada no plano frontal e superfície dorsal com ligeira concavidade. JEG formando um ângulo agudo com a curvatura menor do estômago, demarcando uma proeminente incisura cárdica e esfíncter cárdico não evidente. JGD localizada em altura inferior a JEG. Vestíbulo cárdico pronunciado acima da incisura cárdica, porém com um pequeno desenvolvimento. Fundo cego sacular, dilatado e projetado dorsalmente. Região fúndica compreende a maior parte da extensão do estômago, apresentando-se de forma tubular e estreitando-se no sentido da região pilórica, a qual apresenta uma ligeira curvatura para a esquerda. Esfíncter pilórico delgado e mais desenvolvido do lado da pequena curvatura. Toda a superfície interna do estômago apresenta um revestimento de mucosa com um padrão de pregas organizadas em linhas paralelas às curvaturas do estômago, principalmente no lado da pequena curvatura. Estas pregas estendem-se desde o vestíbulo cárdico, passando por toda a região fúndica, até terminar na região pilórica. No fundo cego às pregas apresentam-se com um padrão

ligeiramente ondulado e paralelo, se estendendo longitudinalmente da superfície dorsal para a ventral do estômago *in situ*.

SUBFAMÍLIA STENODERMATINAE (Pranchas 23-30, Figs. 1A e 1B; Pranchas 46-49)

Os representantes predominantemente frugívoros de Stenodermatinae apresentam uma maior complexidade e especialização anatômica do estômago em relação a todos os outros Phyllostomidae estudados. De um modo geral o estômago destes se destacaram pelo seu tamanho avantajado e formato mais alongado.

O estômago de *Artibeus obscurus* (Pranchas 23-24, Figs. 1A e 1B; Prancha 46) é grande e sacular, apresentando o aspecto externo ligeiramente triangular. A superfície ventral é curvada no plano frontal, com um sulco profundo próximo ao lado esquerdo da JEG, que estende diagonalmente em direção a grande curvatura, porém não a atinge; já a superfície dorsal é ligeiramente convexa. JEG recurvada para a esquerda demarcando uma pequena incisura cárdica. O vestíbulo cárdico é bem desenvolvido e dilatado frontalmente, formando uma câmara distinta e separada do fundo cego por uma prega muscular da parede externa do estômago. JEG localiza-se superiormente a JGD. O fundo cego é extremamente dilatado e arredondado, projetando-se ventralmente. Região fúndica apresenta-se de forma tubular afunilando-se no sentido da região pilórica, esta última é mais alongada e estreita, recurvando-se anteriormente sobre a curvatura menor. Sulco angular está presente destacando o início da região pilórica. Esfíncter pilórico simétrico projetando-se em direção a luz do duodeno. Toda a superfície interna do estômago apresenta uma mucosa com um padrão de pregas largas, complexas e formando uma rede de interdigitações, estas pregas estão orientadas antero-posteriormente, mas dirigem-se no sentido ascendente da esquerda para a direita. As interdigitações das pregas são mais

pronunciadas no fundo cego, onde formam um padrão “zig-zag”, do que na região fúndica, enquanto que na região pilórica as pregas estão organizadas longitudinalmente em linhas paralelas.

O estômago de *Uroderma bilobatum* (Pranchas 25-26, Figs. 1A e 1B; Prancha 47) é similar morfológicamente ao de *Artibeus*, entretanto o fundo cego é consideravelmente mais alongado e a porção terminal é mais curta. O fundo cego representa mais que a metade de todo o órgão, terminando com um ápice pontudo recurvado dorsalmente, como se fosse um gancho. O esfíncter pilórico é assimétrico, sendo o folheto do lado da pequena curvatura mais alongado e largo do que o do lado da grande curvatura, apresentando posição voltada para o duodeno. As pregas da superfície interna da mucosa do fundo cego estão distribuídas formando um padrão entrelaçado como um “zig-zag”, em uma orientação antero-posterior, enquanto que na porção mediana da região fúndica e no vestíbulo cárdico essas se encontram mais inclinadas para a direita, tornando-se longitudinais à medida que se aproximam da região pilórica.

O estômago de *Platyrrhinus helleri* (Pranchas 27-28, Figs. 1A e 1B; Prancha 48) se assemelha morfológicamente ao de *Uroderma*, exceto pelo seu fundo cego que se apresenta mais alargado e dilatado na sua porção final e recurvado ventralmente. O vestíbulo cárdico apresenta um ligeiro desenvolvimento, porém menos que os outros gêneros de Stenodermatinae, a prega muscular da parede externa do estômago também se apresenta pouco desenvolvida. A JEG localiza-se superiormente a JGD, e insere-se no estômago próximo ao seu centro, e encontram-se aproximadamente paralelas. Esfíncter pilórico é assimétrico como o de *Uroderma*. As pregas da superfície interna da mucosa apresentam um padrão irregular entrelaçado e distribuído diagonalmente como um “zig-

zag”, na direção da região pilórica afunilada, onde tendem a se organizar longitudinalmente e na forma paralela.

Em *Sturnira lilium* (Pranchas 29-30, Figs. 1A e 1B; Prancha 49), o estômago apresenta características morfológicas similares ao de *Artibeus* e *Uroderma*, porém é de forma geral menos desenvolvido. O vestíbulo cárdico é alongado e estreito, e encontra-se separado do fundo cego por uma prega da parede do estômago como em *Platyrrhinus*, entretanto esta prega não é tão desenvolvida como aquela observada em *Artibeus*. JEG abre-se superiormente a JGD. Fundo cego é sacular e apresenta paredes finas, formando uma câmara espaçosa com um ápice que pode variar da forma arredondada a estreita e afunilada. A região fúndica é tubular e sua parte terminal forma um ângulo de quase 90° com o restante do estômago. A região pilórica é de formato tubular se estreitando na porção terminal e recurvando-se anteriormente. Esfíncter pilórico pouco desenvolvido em toda a sua extensão, sendo mais representativo no lado da pequena curvatura, condição singular entre os Stenodermatinae examinados. A mucosa gástrica apresentou pregas organizadas da forma longitudinal e paralela na porção tubular (região fúndica e pilórica) e no vestíbulo cárdico, com uma ligeira interdigitação nesta última região, enquanto que no fundo cego às pregas são mais profundas e apresentaram um padrão em rede anastomosada em uma orientação aproximadamente transversal.

Segundo as observações macroscópicas acima descritas relativa aos estômagos dos gêneros de Phyllostomidae estudados, propôs-se a criação de cinco macro-categorias diferentes de tipos de estômagos (Pranchas 31-32): **Hematófaga**, **Simples-sacular**, **Sacular**, **Intermediária-sacular** e **Complexa-sacular**. A categoria “hematófaga” encontra-se composta pelos gêneros de Desmodontinae; a “simples-sacular” constituída pelos gêneros de Phyllostominae; a “tipo sacular” representada pelos Glossophaginae; a

Tabela 1: Sumarização das variações macroscópicas do estômago em morcegos da Família Phyllostomidae. (VC, vestibulo cárdico; FC, fundo cego).

SUBFAMÍLIA	GÊNERO ESTUDADO	Forma Geral	VC	FC	Fundo	Piloro	OBS
Desmodontinae	<i>Desmodus</i>	Tubular alongado	Ausente	Tubular	Tubular	Curto e estreito	JEG e JGD próximas e voltadas à direita
	<i>Diaemus</i>	Tubular alongado	Ausente	Tubular	Tubular	Curto e estreito	JEG e JGD próximas e voltadas à direita
Glossophaginae	<i>Anoura</i>	Sacular arredondado	Pequeno	Arredondado e muito dilatado	Ampl	Alongado, estreito e recurvado ant.	JGD acima da JEG
	<i>Glossophaga</i>	Sacular arredondado	Pequeno	Arredondado e menos dilatado	Ampl	Alongado, estreito e recurvado ant.	JGD acima da JEG
Phyllostominae	<i>Mimon</i>	Sacular alongado, menos desenvolvido	Pequeno	Arredondado, maior desenvolvimento	Tubular e afunilado	Alongado e estreito	JEG acima da JGD
	<i>Phyllostomus</i>	Sacular alongado, amplo	Pequeno	Arredondado, menor desenvolvimento	Tubular e afunilado	Alongado e estreito	JEG acima da JGD
	<i>Chiropterus</i>	Sacular alongado, amplo	Ausente	Arredondado, menor desenvolvimento	Tubular e afunilado	Alongado e estreito	JEG e JGD ± ao mesmo nível
	<i>Carollia</i>	Sacular alongado	Pequeno	Arredondado	Tubular e afunilado	Alongado, estreito e recurvado a direita	JEG acima da JGD
Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	Sacular amplo	Bem desenvolvido	Arredondado e dilatado, com ápice mais estreito	Tubular afunilado, porém curto	Alongado, estreito e recurvado ant.	JEG acima da JGD, gde. prega muscular separa o VC do FC
	<i>Platyrrhinus</i>	Sacular amplo	Desenvolvido	Arredondado e dilatado no ápice	Tubular afunilado, porém curto	Menos alongado, estreito e recurvado ant.	JEG acima da JGD, md. prega muscular separa o VC do FC
	<i>Uroderma</i>	Sacular amplo	Bem desenvolvido	Arredondado e dilatado, com ápice como "gancho"	Tubular afunilado, porém curto	Menos alongado, estreito e recurvado ant.	JEG acima da JGD, md. prega muscular separa o VC do FC
	<i>Sturnira</i>	Sacular amplo	Desenvolvido	Arredondado e dilatado, com ápice dilatado a estreito	Tubular afunilado, porém curto	Alongado, estreito e menos recurvado ant.	JEG acima da JGD, pq. prega muscular separa o VC do FC

“intermediária-sacular” constituída pelo gênero *Carollia* e a “complexa-sacular” formada pelos frugívoros Stenodermatinae. Tal organização aparentemente caracteriza-se pelas suas relações interfamiliares e principalmente aos seus respectivos hábitos alimentares.

4.2. ESTUDO MICROSCÓPICO

4.2.1. Histologia Comparada

As descrições histológicas gerais encontradas nesta seção foram baseadas nas técnicas de coloração de rotina do H-E e do Tricrômico de Mallory.

Em todos os representantes estudados das subfamílias de Phyllostomidae observa-se o típico padrão histológico geral da parede do estômago, sendo esta formada pelas suas quatro camadas básicas: **mucosa, submucosa, muscular e serosa** (Prancha 51; Prancha 52, Figs. 1 e 2). As três últimas apresentaram características microscópicas comuns descritas para os mamíferos em geral, inclusive o homem. Foi realizada também uma análise comparativa de alguns detalhes histológicos da mucosa da JGD nesses morcegos.

Devido à complexidade dos padrões histológicos observados nas camadas do estômago, optamos por fazer a descrição da sua estrutura na ordem inversa, ou seja, da camada mais externa para a mais interna.

A serosa é a camada mais externa do estômago, sendo formada basicamente por tecido conjuntivo frouxo com numerosos vasos sanguíneos e com variáveis acúmulos de tecido adiposo unilocular (Prancha 51; Prancha 52, Figs. 1 e 2). Externamente esta se encontra recoberta por um mesotélio (tecido epitelial pavimentoso simples) (Prancha 53,

Fig. 1) que constitui parte do peritônio visceral da cavidade abdominal. Esta camada é contínua com o peritônio através dos omentos maior e menor. A única característica relevante a esta camada está relacionada com a quantidade de tecido adiposo acumulado. O tecido adiposo mostrou-se abundante no lado da pequena curvatura indo da JEG a JGD em *Phyllostomus* e *Chrotopterus* (Phyllostominae) (Pranchas 42 e 43, Fig. A) e *Uroderma* e *Sturnira* (Stenodermatinae) (Prancha 47, Fig. A; Prancha 52). Nestes dois últimos gêneros observa-se também tecido adiposo na serosa no lado da grande curvatura próximo a JEG (Prancha 47, Fig. B; Prancha 49, Fig. E), condição também compartilhada com os outros Stenodermatinae (*Artibeus* e *Platyrrhinus*), só que em menor quantidade. Uma quantidade mínima de tecido adiposo foi observada principalmente na JEG do lado da pequena curvatura em *Mimon* (Phyllostominae), Glossophaginae e Carolliinae, e escasso em Desmodontinae (Prancha 41, Fig. A).

A camada muscular, formada por músculo liso, está disposta em somente duas subcamadas com orientações circular e longitudinal, a primeira interna e mais desenvolvida do que a segunda, externa e delgada (Prancha 39, Fig. A; Pranchas 52-55). Entre elas encontramos um delgado tecido conjuntivo frouxo com fibras elásticas e plexo nervoso mioentérico (SNA) (Prancha 53). Esta camada continua-se com as de mesmo nome e com similares características no esôfago e duodeno, mais respectivamente nas JEG e JGD. Na JEG há um nítido espessamento da camada muscular circular interna (Pranchas 40, 42 e 44, Fig. B), e se apresenta mais bem caracterizada entre os gêneros de Phyllostominae, Carolliinae e Stenodermatinae.

A camada muscular circular interna no fundo cego bem como em um curto trajeto ao longo da grande curvatura próximo a este, apresenta um grau elementar de organização em feixes entremeados por tecido conjuntivo. Embora presentes em todas as formas

estudadas, estes foram mais bem visualizados em Desmodontinae, Phyllostominae, Carolliinae, Stenodermatinae (Pranchas: 39 Fig. B; 42 e 43 Fig. D; 45 Fig. A; 49 Fig. C; 55). A camada muscular longitudinal externa encontrou-se constituída por somente algumas poucas camadas de células musculares lisas por toda a extensão do estômago. Somente os Phyllostominae apresentam a camada muscular longitudinal externa mais desenvolvida, aproximando-se da espessura da camada circular interna principalmente na região do fundo cego (Pranchas 42 e 43 Figs. B e D; Prancha 55 Fig. 2).

Expressiva variabilidade é observada entre os gêneros, principalmente quanto ao grau de desenvolvimento em espessura da camada muscular: 1) em relação às porções sacular (fundo cego) e tubular do estômago; 2) entre a grande e a pequena curvatura. O maior desenvolvimento geral em espessura desta camada foi observada nos gêneros de Phyllostominae (Pranchas 42-44), entretanto, nestes foi observado um ligeiro estreitamento no ápice do fundo cego e ao longo da pequena curvatura. Em Glossophaginae (Pranchas 40-41), Carolliinae (Prancha 45) e Stenodermatinae (Pranchas 46-49) a camada muscular se apresenta relativamente bem desenvolvida no fundo cego, estendendo-se nesta condição ao longo da grande curvatura e nas regiões tubulares do estômago. Este desenvolvimento é ainda mais drástico em Stenodermatinae. Mesmo possuindo similares características aos outros representantes da subfamília, *Uroderma* apresenta uma menor espessura global desta camada quando comparado aos outros gêneros (Prancha 47). Em Desmodontinae a camada muscular é representada por feixes musculares organizados frouxamente e entremeados por abundante tecido conjuntivo (Prancha 39; Prancha 61, Fig. 1). Tal organização dificulta a observação nítida das duas subcamadas circular e longitudinal, embora presentes, e bem desenvolvidas por todo estômago tubular (fundo cego), principalmente a camada circular interna.

Uma característica peculiar e distintiva compartilhada somente entre os Stenodermatinae é a presença de uma prega da parede do estômago, formada principalmente pela camada muscular, do lado esquerdo e abaixo da JEG, separando o vestíbulo cárdico do fundo cego (Pranchas: 46, 48, 49 e 141). Esta prega, entretanto apresenta diferenças intergenéricas, sendo bem mais desenvolvida em *Artibeus* (Prancha 46, Fig. A; Prancha 141), de tamanho intermediário em *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Prancha 48, Fig. A), e pouco desenvolvida em *Sturnira* (Prancha 49, Fig. E).

O esfíncter pilórico é constituído pela camada muscular circular interna (Pranchas: 42 Fig. C; 44 e 49 Fig. A; 45 Fig. C; 104 e 105 Fig. 1, 111-113). Este se encontra voltado, na maioria dos gêneros, na direção duodenal. O esfíncter pilórico apesar de apresentar-se dentro de um padrão básico, variações no tamanho (vide descrições macroscópicas), forma e simetria são observados (Prancha 51).

A camada submucosa é delgada e constituída por tecido conjuntivo frouxo, contendo fibras colágenas e elásticas, cuja distribuição e qualificação será descrita na histoquímica; vasos sangüíneos (arteríolas e vênulas) e linfáticos; nódulos linfóides ocasionais e infiltrações linfocitárias; plexo nervoso submucoso (SNA); e em alguns gêneros grandes acúmulos de células adiposas (Pranchas 56-62; 85 Fig. 1). A vascularização desta camada se mostrou abundante particularmente nos gêneros de Desmodontinae (Pranchas 61-62). Em Stenodermatinae é assinalado um padrão de variação quanto à quantidade de tecido adiposo unilocular no fundo cego e na região pilórica. Este tecido adiposo é caracteristicamente abundante em *Uroderma*, *Artibeus* e *Platyrrhinus* (Pranchas 59, Fig. 2 e 60); e extremamente escasso em *Sturnira* (Prancha 57).

A mucosa é a camada mais interna do estômago e encontra-se voltada para o seu lúmen. Esta representa a camada mais significativa na descrição de padrões histológicos

entre os gêneros estudados, apresentando várias características peculiares a cada gênero individualmente ou a subfamília como um todo. Uma característica já citada na descrição macroscópica está relacionada à superfície interna do estômago, a qual apresenta um grande número de pregas, ou rugas (Pranchas 38-49). Estas quando observadas ao microscópio óptico revelam-se constituídas pela mucosa em conjunto com a submucosa (Pranchas: 56 Fig. 1; 61-63; 64 Fig. 1). Conforme detalhado no descritivo macroscópico a superfície interna apresenta-se em vários arranjos. Os arranjos permitem a organização de quatro padrões distintos (Pranchas 33-37), baseados na orientação das pregas. Estes estão relacionados às diferentes regiões do estômago, e são designados como: 1- padrão de pregas orientadas de forma **longitudinal e paralela**, encontrada nas porções tubulares do estômago de todos os Phyllostomidae (Prancha 33, Figs. 1 a 3); 2- padrão de pregas **onduladas e paralelas**, caracterizando as partes não-tubulares do estômago como o fundo, observadas nos gêneros de Glossophaginae, Phyllostominae e Carolliinae (Prancha 34, Figs. 1 a 3); 3- padrão de organização das pregas **complexas e com interdigitações**, observadas pela maior parte do estômago, principalmente no fundo e no vestíbulo cárdico de Stenodermatinae (Pranchas 35-36, Figs 1 a 3); e 4- padrão que caracteriza delicadas pregas longitudinais e paralelas, porém com um arranjo **tortuoso e com numerosas anastomoses**, observadas nos gêneros Desmodontinae (Prancha 37, Figs 1 e 2).

O revestimento superficial desta camada é constituído por um epitélio superficial cilíndrico simples muco-secretor, que se invagina para formar as criptas ou fossetas gástricas (Prancha 64, Fig. 2). Estas se mostraram profundas na região cárdica (Pranchas 65-67) e pilórica (Pranchas 89-94) e mais curtas na região fúndica em todas as formas estudadas (Pranchas 69-75 Fig. 1; 76-88). Na base destas criptas abrem-se glândulas tubulares simples ou glândulas tubulares ramificadas (Pranchas: 69 Fig. 1; 85 Fig. 2; 92 Fig. 1; 93 Fig. 2), que recebem a denominação respectiva da região histológica onde estão

localizadas. Abaixo do epitélio encontra-se uma lâmina própria de tecido conjuntivo frouxo com poucas fibras musculares lisas, capilares e infiltrada por linfócitos, preenchendo os espaços entre as glândulas gástricas (Pranchas: 58 Fig. 1B; 64 Fig. 2). Separando a mucosa da submucosa, observa-se uma camada muscular da mucosa, formada por poucas células musculares lisas sobrepostas (Pranchas: 56 Fig. 2; 57 Fig. 1B; 59).

As glândulas cárdicas e pilóricas se caracterizaram pela sua forma tubular simples e por apresentarem predominantemente células produtoras de muco, com poucas células parietais e células enteroendócrinas entremeadas (Pranchas: 65-67, 89-94). Estas últimas apresentaram uma distribuição variável, sendo descrita separadamente para todas as regiões do estômago. A região fúndica apresenta uma mucosa mais espessada e com glândulas tubulares ramificadas ou não-ramificadas, caracterizando-se pelos variados tipos celulares distribuídos ao longo de sua extensão: células mucosas do colo, células parietais, células principais e células enteroendócrinas (Prancha 69). Isto, a exceção dos Desmodontinae, que além da mucosa ser mais estreita e apresentar glândulas túbulo-acinares pouco profundas, observa-se também uma redução drástica de seus constituintes celulares, dos quais predominam células mucosas (Pranchas 70-71).

As glândulas gástricas em geral, e principalmente àquelas da região fúndica, apresentam diferenças regionais e de constituição celular, que serão citadas a seguir (Prancha 68).

Nos Desmodontinae, diferente das outras subfamílias, ocorre grandes diferenças em termos da morfologia das glândulas e de seus constituintes celulares. Toda a mucosa se apresenta altamente pregueada e com numerosas anastomoses (Pranchas: 38, 61, 62 Fig. 1); e as glândulas são na maioria fúndicas, representadas na região do fundo cego que

constitui a maior extensão do estômago nesses morcegos. As criptas e as glândulas gástricas apresentaram-se túbulo-acinares e extremamente rasas, com revestimento epitelial constituído por células cilíndricas mucosas (Pranchas 70 Fig, 1B e 71). As glândulas apresentam um conteúdo celular muito restrito e formado basicamente por células mucosas, com ocasionais células parietais e principais intercaladas (Pranchas 62, Fig. 1B; 70-71). As células principais foram principalmente observadas na curta transição pilo-fúndica. As células parietais e principais se apresentam mais numerosas em *Diaemus* do que em *Desmodus*. As glândulas cárdicas estão ausentes ou são indistintas das outras glândulas gástricas. Enquanto que as glândulas pilóricas se apresentam de forma mais tubular e são constituídas somente por células mucosas (Prancha 92, Fig. 2).

Nos Glossophaginae (*Glossophaga* e *Anoura*) observamos uma mucosa com glândulas cárdicas predominantemente mucosas, com algumas células parietais entremeadas. Em todas as glândulas fúndicas notamos como tipo celular predominante às células parietais entremeadas por poucas células mucosas, já as células principais apresentaram-se escassas e restritas somente à sua base (Pranchas 72 e 75, Fig 1), entretanto seu número se mostrou ligeiramente maior em *Glossophaga*. Nas glândulas do fundo cego observam-se numerosas células mucosas com células parietais entremeadas, entretanto as células principais se tornaram ausentes (Prancha 73). Na transição pilo-fúndica, em ambos os gêneros, nota-se um grande número de células parietais no istmo e colo de suas glândulas; além da presença de numerosas células mucosas em sua base, intercaladas a eventuais células parietais (Prancha 74). Estas células mucosas aparecem em ambas as curvaturas do estômago, porém são predominantes no lado da grande curvatura e mais numerosas em *Glossophaga*. Já a mucosa pilórica apresenta glândulas basicamente constituídas por células mucosas com raras células parietais intercaladas (Pranchas 75 Fig. 2; 92 Fig. 1).

Os Phyllostominae apresentam uma mucosa com características semelhantes, principalmente entre os gêneros *Phyllostomus* e *Chrotopterus*. Toda a mucosa superficial e criptas apresentaram as típicas células cilíndricas mucosas do revestimento epitelial, sendo que as criptas se mostraram profundas particularmente na região do fundo cego e piloro em todos os gêneros (Pranchas: 76 Fig. 2; 77-78; 89-90). As glândulas cardíacas apresentam caracteristicamente células mucosas numerosas, com poucas células parietais entremeadas e células principais somente na base (Prancha 67, Fig. 1). As glândulas fúndicas apresentam-se essencialmente constituídas por numerosas células parietais e principais em todos os Phyllostominae (Pranchas 77-78). As células parietais são o tipo celular predominante da mucosa, sendo bem numerosas em toda extensão das glândulas fúndicas, exceto em sua base. Nestas, também observamos algumas células mucosas entremeadas as células parietais (Prancha 76, Figs. 1 e 2). As células principais, só foram proeminentes na base das glândulas fúndicas, e principalmente no fundo cego (Pranchas 77-78). No fundo cego observam-se também glândulas com algumas células mucosas no colo e principalmente na base, em meio às numerosas células principais (Pranchas 76 Fig. 2; 77-78 Figs. 1B). Tal disposição é mais bem característica em *Phyllostomus*, embora presente em todos os outros gêneros essas se apresentaram escassas. Em todos os Phyllostominae notamos na transição pilo-fúndica numerosas células mucosas na base de suas glândulas, principalmente no lado da grande curvatura e intercaladas às células parietais (Prancha 79). Já a mucosa pilórica apresenta glândulas basicamente constituídas por células mucosas com eventuais células parietais intercaladas, estas glândulas apresentam um maior desenvolvimento em extensão nos gêneros *Phyllostomus* e *Chrotopterus* (Pranchas 89-90). A distribuição dos tipos celulares ao longo da mucosa em Phyllostominae se assemelha muito ao padrão encontrado em Glossophaginae, salvo algumas ligeiras diferenças como: a

presença de um menor número de células mucosa na região do fundo cego, e a maior quantidade de suas células em geral, principalmente as células principais.

Carollia, o único gênero estudado de Carollinae, apresenta distintamente as três regiões de mucosa: cárdica, fúndica e pilórica. As glândulas cárdicas e do fundo cego apresentam muitas células mucosas do colo entremeadas às células parietais e principais (Pranchas 65 Fig. 1B; 80-81; 83 Fig. 1A). As células principais localizadas no fundo das glândulas são numerosas e restritas a estas áreas (Pranchas 81; 83 Fig. 1A). É assinalada a presença de muitas células mucosas no colo das glândulas por todo o estômago (Prancha 80), entretanto na transição pilo-fúndica essas passam a se localizar na base das glândulas, enquanto que o colo passa a ser ocupado pelas células parietais (Prancha 82) e as células principais tornam-se inexistentes. A quantidade desses tipos celular variou proporcionalmente, as células mucosas e parietais aumentam principalmente à medida que aproximamos da transição pilo-fúndica e da região pilórica, enquanto que o inverso é observado em relação às células principais. A região pilórica apresentou somente glândulas mucosas curtas (Prancha 91).

Em Stenodermatinae são reconhecidas diferenças na distribuição e na proporção das células parietais, principais e mucosas na extensão das glândulas fúndicas. Em *Sturnira* as células parietais são distribuídas aleatoriamente no istmo e colo das glândulas, entre as muito numerosas células mucosas do colo (Pranchas 83 Fig 1B; 84). Poucas dessas células, entretanto, foram observadas na base dessas glândulas, nas quais predominam numerosas células principais (Pranchas 83 Fig 1B; 84). As glândulas cárdicas e pilóricas apresentam um grande acúmulo de células mucosas e eventuais células parietais, porém comparativamente observamos um maior número ainda nas glândulas pilóricas (Pranchas 67 Fig. 2; 93 Fig. 2). Em *Artibeus*, *Uroderma* e *Platyrrhinus* células mucosas

principalmente foram reconhecidas no epitélio superficial, sendo raras no istmo e colo das glândulas fúndicas (Pranchas 86-87). A maior concentração de células mucosas nas glândulas gástricas referem-se àquelas clássicas células mucosas observadas nas glândulas cárdicas e pilóricas (Pranchas 93 Fig. 1; 94), que na última região se apresentam mais numerosas principalmente em *Artibeus* e *Uroderma*. As células parietais representam o principal tipo celular por todo o estômago, e estão distribuídas por toda a extensão das glândulas fúndicas, principalmente nas porções do istmo e colo, enquanto que as células principais também numerosas, ficaram restritas à base dessas glândulas (Pranchas 86-88). Devido à distribuição e as características das glândulas fúndicas, não observamos a existência de uma distinta transição pilo-fúndica entre os representantes de Stenodermatinae, exceto em *Sturnira* em que ocorre avanço das glândulas pilóricas para o interior da região fúndica (Prancha 85 Fig. 2).

O duodeno, em seu curto trajeto na JGD, apresenta uma mucosa com vilosidades revestidas por um epitélio cilíndrico simples com planura estriada e células caliciformes em todas os gêneros estudados (Pranchas 95 Fig. 3; 102 Fig. 1B; 103). Entretanto, a forma das vilosidades e o número de células caliciformes variam consideravelmente entre os gêneros estudados, sendo estas últimas muito numerosas nos gêneros de Phyllostominae (Pranchas 96; 100 Figs. 1 e 2), Carolliinae (Pranchas 95 Fig. 1; 97), Glossophaginae e em *Sturnira* (Stenodermatinae) (Pranchas 95 Fig. 2; 98). Ressalva-se que nos outros gêneros de Stenodermatinae essas células são e pouco numerosas assim como em Desmodontinae (Pranchas 99; 100 Figs. 3 e 4). As vilosidades apresentam um padrão digitiforme em Phyllostominae, Carolliinae, Glossophaginae (Prancha 101 Fig. 1); foliáceo em *Artibeus*, *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae) (Prancha 101 Fig. 2); e piramidal em *Sturnira* (Stenodermatinae) e Desmodontinae (Prancha 101 Fig. 3). Os padrões das vilosidades observadas em Stenodermatinae e Desmodontinae apresentam um arranjo extremamente

complexo como rede anastomosada, devido o grande número de interdigitações observadas (Prancha 99). Na base destas vilosidades abrem-se glândulas tubulares retas, as criptas de Lieberkühn, que são envolvidas por uma lâmina própria de tecido conjuntivo frouxo, altamente vascularizada e infiltrada por linfócitos, estendendo-se até atingir uma delgada camada muscular da mucosa (Pranchas 95 Figs. 1 e 2; 96-99; 102 Fig. 1A; 106 Fig. 1B) .

Na submucosa duodenal encontramos as glândulas de Brünner com porções secretoras do tipo mucosas apresentando ácinos secretores envolvidos por um delgado tecido conjuntivo frouxo (Prancha 102 Fig. 1A; 104 Figs. 1 e 2; 105 Fig. 2). Estas glândulas abrem-se diretamente na base das criptas de Lieberkühn (Prancha 102 Fig. 1A; 113 Fig. 2). As glândulas de Brünner se mostraram restritas somente ao lado duodenal da JGD sendo bastante extensas nos filostomíneos *Phyllostomus* e *Chrotopterus* e nos stenodermatíneos *Artibeus* e *Sturnira* (Pranchas 104-114; 143 Fig. 1). Nos outros gêneros estas apresentam uma menor extensão na JGD. Nos espécimes onde estas glândulas se mostraram mais extensas pode-se observar facilmente que seus ácinos encontram-se organizados em lóbulos de variados tamanhos e formas, arranjados compactamente na submucosa (Pranchas 105 Fig. 2; 107 Fig. 1B; 111; 114 Fig. 1B). Apesar desta disposição ser comum a todas os táxons estudados, esta se apresenta pouco aparente naquelas cujo desenvolvimento das glândulas de Brünner foi menor. As glândulas de Brünner estão ausentes somente em *Uroderma* e *Platyrrhinus*, ambos representantes da subfamília Stenodermatinae (Pranchas 115; 143 Figs. 2A e 2B).

4.2.2. Histoquímica Comparada

O estudo histoquímico comparado da mucosa gástrica e da junção gastroduodenal revelou várias diferenças entre os espécimes estudados (Tabelas 2 e 3).

Tabela 2: Resultados histoquímicos obtidos pelas técnicas do PAS e AB para a distribuição de mucosubstâncias entre as células epiteliais da mucosa gástrica de morcegos da Família Phyllostomidae. (FC, fundo cego; PF, transição pilo-fúndica; NV, não visível).

SUBFAMÍLIA	GÊNERO ESTUDADO	REGIÃO DO ESTÔMAGO	Células do Epitélio Superficial e Cristas		Células Mucosas do Colo		Células Mucosas na Base das Glândulas	
			PAS	AB	PAS	AB	PAS	AB
Desmodontinae	<i>Desmodus</i>	Cárdica	NV	NV	NV	NV	NV	NV
		Fúndica	±	±	-	-	0	-
		Pilórica	±	±	0	0	-	-
	<i>Diaemus</i>	Cárdica	NV	NV	NV	NV	NV	NV
		Fúndica	±	±	-	-	0	-
		Pilórica	±	±	0	0	-	0
Glossophaginae	<i>Anoura</i>	Cárdica	+	±	-	+	±	-
		Fúndica	+	±	-	+	+PF	+PF
		Pilórica	+	±	0	0	±	+
	<i>Glossophaga</i>	Cárdica	+	±	-	+	±	-
		Fúndica	+	±	-	+	+PF	+PF
		Pilórica	+	±	0	0	±	+
Phyllostominae	<i>Mimon</i>	Cárdica	+	±	±	+	0	0
		Fúndica	+	±	±FC	-	±PF	+PF
		Pilórica	+	±	0	0	±	-
	<i>Phyllostomus</i>	Cárdica	+	-	±	+	0	0
		Fúndica	+	-	±FC	-	±PF	+PF
		Pilórica	+	-	0	0	±	-
	<i>Chrotopterus</i>	Cárdica	+	±	±	+	0	0
		Fúndica	+	±	±FC	-	±PF	+PF
		Pilórica	+	±	0	0	±	-
Carollinae	<i>Carollia</i>	Cárdica	+	+	+	+	+	-
		Fúndica	+	+	+	+	+PF	0
		Pilórica	+	+	0	0	±	+
Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	Cárdica	+	±	+	+	0	0
		Fúndica	+	±	0	0	0	0
		Pilórica	+	±	0	0	±	-
	<i>Platyrrhinus</i>	Cárdica	+	+	+	-	0	0
		Fúndica	+	+	0	0	0	0
		Pilórica	+	+	0	0	±	+
	<i>Uroderma</i>	Cárdica	+	+	+	-	0	0
		Fúndica	+	+	0	0	0	0
		Pilórica	+	+	0	0	±	+
	<i>Sturnira</i>	Cárdica	+	+	+	+	+	-
		Fúndica	+	+	+	+	0	+PF
		Pilórica	+	+	0	0	+	+

+ (positividade); ± (moderada positividade); - (negatividade); 0 (raras ou ausentes).

Tabela 3: Resultados histoquímicos obtidos pelas técnicas do PAS e AB para a distribuição de mucosubstâncias entre as células epiteliais da mucosa e submucosa duodenal de morcegos da Família Phyllostomidae.

SUBFAMÍLIA	GÊNERO ESTUDADO	MUCOSA				SUBMUCOSA	
		Células do Epitélio Superficial		Células Caliciformes		Glândulas de Brünner	
Desmodontinae	<i>Desmodus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
	<i>Diaemus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
Glossophaginae	<i>Anoura</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
	<i>Glossophaga</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
Phyllostominae	<i>Mimon</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
	<i>Phyllostomus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
	<i>Chrotopterus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
Caroliinae	<i>Carollia</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB +
Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB -
	<i>Platyrrhinus</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	0	0
	<i>Uroderma</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	0	0
	<i>Sturnira</i>	PAS -	AB -	PAS +	AB +	PAS +	AB +

+ (positividade); ± (moderada positividade); - (negatividade); 0 (ausentes).

A aplicação das técnicas histoquímicas do PAS e do AB pH2,5, foram utilizadas para destacar as diferenças entre os tipos básicos de muco produzidos pelas células do revestimento superficial da mucosa, células das criptas gástricas, células mucosas do colo, células caliciformes e glândulas de Brünner. Através desses métodos histoquímicos podemos identificá-los por reações de positividade (presença), negatividade (ausência) ou moderada positividade (traços). Uma análise comparativa dessas mucosubstâncias permitiu revelar evidências específicas entre as categorias de glicoproteínas e proteoglicanas produzidas em relação as técnica empregadas.

Ácido Periódico-Reativo de Schiff (PAS)

Pela técnica histoquímica do PAS para glicoproteínas neutras destaca-se a reação fortemente positiva para as células da mucosa superficial e das criptas gástricas em todos os gêneros estudados (Pranchas 116; 118-124; 125 Figs. 1-3). Isto, a exceção dos Desmodontinae, que apresentam uma ligeira positividade principalmente em *Diaemus* (Prancha 117). Nos gêneros de Phyllostominae a região do fundo cego apresenta maior positividade nas criptas, devido estas se apresentarem mais profundas que nas outras regiões do estômago (Prancha 116 Fig. 1; 119 Figs. 1-3). Em *Phyllostomus*, no colo das glândulas desta região observam-se algumas células mucosas com reação PAS-moderada (Prancha 119, Fig. 1). Resultado similar é registrado na região cárdica (Prancha 118, Fig. 1). Na transição pilo-fúndica de Phyllostominae observam-se células mucosas com moderada positividade ao PAS na base das glândulas (Prancha 122). A região pilórica apresenta intensa positividade nas suas longas criptas e moderada positividade nas células mucosas encontradas nas suas glândulas (Prancha 124, Figs. 1-3). Esta característica apresenta-se como um padrão comum para todos os outros gêneros das subfamílias de

Phyllostomidae (Prancha 124-125). Exceções são assinaladas para os Desmodontinae, que se mostraram PAS-negativas (Prancha 125, Fig. 4), e *Sturnira*, na qual as glândulas pilóricas se apresentam intensamente PAS-positivas, além de apresentarem um maior desenvolvimento que os demais representantes de Phyllostomidae (Prancha 125, Fig. 2). As células parietais apresentam leves traços de positividade (moderada positividade) somente em Stenodermatinae (Prancha 119, Fig. 5; 120 Figs. 3). Nos Glossophaginae observam-se células mucosas PAS-positivas na base das glândulas gástricas da transição pilo-fúndica e ao longo da grande curvatura (Prancha 121 Figs 3-4). Entretanto, estas são bem mais numerosas em *Glossophaga* do que em *Anoura*. Os Stenodermatinae não apresentam células mucosas PAS-positivas em suas glândulas (Pranchas 119 Fig. 5; 120 Figs. 2-3; 121 Fig. 2), a não ser no piloro conforme já citado. Uma exceção a esta regra fora observado no gênero *Sturnira*, que apresenta numerosas dessas células (PAS-positivas) no colo das glândulas por todo o estômago em meio às células parietais (Pranchas 120-121 Figs. 1). *Carollia* apresenta um grande número de células mucosas PAS-positivas na mucosa, sendo que no fundo cego estas se localizam no colo das glândulas entre as células parietais (Prancha 119 Fig. 4); enquanto que no fundo e na transição pilo-fúndica estas passam a se localizar na base das glândulas (Prancha 123). As glândulas mucosas da região cárdica se mostraram PAS-positivas e bem desenvolvidas em *Sturnira*, *Carollia* (Prancha 118 Figs. 2-3) e menos em *Glossophaga*. As células principais são invariavelmente sempre PAS-negativas.

As células caliciformes das vilosidades intestinais e criptas de Lieberkühn observadas na porção inicial do duodeno junto a JGD, apresentam positividade ao PAS em todos os Phyllostomidae (Pranchas 102-103; 105 Fig. 2; 109 Fig. 1B; 113 Fig. 1), entretanto como já citado, ocorrem variações em sua quantidade relativa. As glândulas de Brünner, conhecidas por ocuparem a submucosa da JGD para o lado do duodeno,

apresentam reação PAS-positiva em todos os gêneros, exceto em *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae), pois os mesmos não possuem tais glândulas na JGD (Pranchas 105 Fig. 2; 107; 108 Fig. 1A; 109 Fig. 1B; 113 Fig. 1).

Alcian Blue pH2,5 (AB)

A reação positiva para proteoglicanas ácidas com glicosaminoglicanas carboxiladas e sulfatadas demonstrada pela técnica do AB pH2,5, apresenta-se moderada a intensa nas células da mucosa superficial e das criptas gástricas em todas as porções do estômago dos gêneros de Phyllostomidae (Pranchas 126; 129 Fig. 2; 130-131; 135). A única exceção observada foi no gênero *Phyllostomus* (Phyllostominae), o qual apresenta reação AB-negativa para essas células (Pranchas 128; 129; 132; 133 Figs. 1; 136 Fig. 3). Em Desmodontinae, e particularmente em *Diaemus*, as células mucosas apresentam fraca positividade ao AB (Pranchas 127). As glândulas cardíacas apresentam células mucosas AB-positivas em Phyllostominae, Glossophaginae, Carollinae, *Artibeus* e *Sturnira* (Stenodermatinae) (Prancha 128). No fundo cego observam-se células mucosas do colo AB-positivas nas glândulas de Glossophaginae, Carollinae e *Sturnira* (Prancha 130, Figs. 2-4). *Carollia* e *Sturnira* apresentam um elevado número de células mucosas AB-positivas na região do istmo e colo das glândulas fúndicas (Prancha 132, Figs. 4 e 5). Enquanto que, nos outros representantes de Phyllostomidae tais células estão ausentes nas glândulas fúndicas (Pranchas 129; 130 Fig. 1; 131; 132 Figs. 1-3). Na transição pilo-fúndica de Phyllostominae e Glossophaginae encontram-se células mucosas AB-positivas na base de suas glândulas, já em *Carollia* e *Sturnira* estas estão presentes na região do colo das glândulas (Pranchas 133 e 134). As glândulas pilóricas apresentam reação AB-positiva

somente em Glossophaginae, Carolliinae e Stenodermatinae, com exceção de *Artibeus* (Prancha 135 e 136).

As células caliciformes apresentam positividade ao AB em todas os gêneros estudados (Pranchas 96-100), enquanto que as glândulas de Brünner se mostraram AB-negativas na maioria das espécies (Pranchas 99 Fig. 2; 106; 108 Figs. 1B e 2; 114 Fig. 1A), somente apresentando positividade em *Sturnira* e *Carollia* (Pranchas 110 e 112).

Para evidenciar o conteúdo da matriz extracelular do tecido conjuntivo encontrado na lâmina própria da mucosa, na submucosa, entre as fibras musculares lisas e as camadas musculares que compõem a muscular e na serosa, utilizamos dois métodos histoquímicos o do Picro-sirius red e o da resorcina-fucsina de Weigert, para a demonstração das fibras colágenas e elásticas, respectivamente.

Picro-sirius red (Pranchas 137-143)

Os resultados permitem descrever a organização da trama colágena pelo método do Picro-sirius red (Pranchas 137-140; 142), que se apresenta abundante ao longo da camada submucosa em todas os gêneros estudados. Na lâmina própria esta trama se mostra bastante delicada entre as glândulas gástricas, principalmente naquelas das regiões do fundo cego e da região pilórica. Nesta trama, sob luz polarizada, verifica-se a predominância de colágeno fibrilar, tipo I pouco agregado ou jovem e/ou tipo III, demonstrada pela coloração vermelho-alaranjado a esverdeado (Prancha 139). A camada submucosa apresenta uma maior quantidade de colágeno em relação às outras camadas do estômago, em todas as espécies estudadas, sobretudo nas regiões cárdica, do fundo cego, pilórica e ao longo da grande curvatura (Pranchas 138 e 140).

Há apenas algumas diferenças entre as espécies na quantidade de colágeno observado. Nos Phyllostominae, Stenodermatinae e Desmodontinae encontra-se uma maior quantidade de fibras colágenas do que nos Glossophaginae e Carolliinae. Entretanto, o colágeno da submucosa quando observado sob luz polarizada apresenta-se na forma de fibras vermelho-alaranjadas a esverdeadas caracterizando uma organização menos densa desta trama (Pranchas 138 e 140 Figs. 2B). Dentre as subfamílias com maior quantidade de fibras colágenas na submucosa, uma única exceção pode ser notada entre os gêneros de Phyllostominae. Nestes, a trama se apresenta mais densamente organizada, como pode ser constatada pela coloração mais avermelhada de suas fibras após a polarização (Prancha 137). Uma outra diferença diz respeito às áreas da submucosa que apresentam grandes acúmulos de tecido adiposo, como observados em *Artibeus*, *Platyrrhinus* e *Uroderma* (Stenodermatinae), nestas áreas nota-se a escassez de colágeno entre as células adiposas associada a uma fraca birrefringência de suas fibras (Prancha 140 Fig. 2B). A trama colágena observada entre as camadas musculares e a serosa apresenta, sob polarização, predomínio de colágeno tipo I pouco agregado ou jovem e/ou tipo III (Prancha 142 Figs. 1A e 1B). Isto, a exceção das regiões de acúmulos de tecido adiposo da serosa, onde o colágeno é igualmente escasso. Entre as fibras musculares lisas que compõem a camada muscular, nota-se a presença de fibras esverdeadas fracamente birrefringentes, provavelmente destacando a presença de colágeno tipo III (Prancha 142 Fig. 1B). Similares observações são assinaladas para a submucosa duodenal e entre as porções secretoras das glândulas de Brünner, nas quais a organização da trama colágena representa também o tipo I pouco agregado ou jovem e/ou tipo III (Prancha 142 Figs. 2A e 2B).

Resorcina-fucsina de Weigert (Pranchas 144-154)

A coloração pela resorcina-fucsina de Weigert sem e com a prévia oxidação pela oxona, permitiu identificar a distribuição das fibras do sistema elástico (elásticas, elaunínicas e oxitalânicas) na parede gástrica (Pranchas 144-154). Na lâmina própria da mucosa destaca-se a presença de delicadas fibras elásticas e elaunínicas próximas à base das glândulas gástricas, já as fibras oxitalânicas se apresentam evidentes nos preparados observados após a prévia oxidação pela oxona. Tal característica é principalmente observada entre os gêneros de Phyllostominae e em *Artibeus*, *Platyrrhinus* e *Uroderma* (Stenodermatinae) (Pranchas 145-147 e 152). O maior conteúdo global de fibras do sistema elástico é observado na submucosa, principalmente a do fundo cego, entre as camadas musculares e na serosa de Phyllostominae, Carolliinae e *Artibeus* (Stenodermatinae) (Pranchas 144; 150; 151 Fig. 1; 153-154). Enquanto que estas se mostram mais escassas e delicadas nos representantes das subfamílias: Glossophaginae, Desmodontinae e na maioria dos Stenodermatinae (Pranchas 148; 149; 151 Fig. 2). Entre os Stenodermatinae, *Artibeus* e *Platyrrhinus* se destacam por apresentarem excepcionalmente muitas destas fibras na submucosa do fundo cego. Uma peculiaridade observada pela técnica de Weigert, sem e com prévia oxidação, foi à demonstração de que em todas as espécies estudadas as fibras do sistema elástico se mostraram abundantes, principalmente nas túnicas íntima (LEI) e adventícia dos vasos sangüíneos encontrados na submucosa e na serosa (Pranchas 144; 148-151; 153 Fig. 2; 154 Fig. 1). Há escassez de fibras elásticas no tecido conjuntivo da submucosa e da serosa, quando há presença de acúmulos de tecido adiposo unilocular (Pranchas 144; 145 Fig. 1; 151; 154).

Método de Grimelius (Pranchas 155-169)

Para a observação da distribuição das células enteroendócrinas ao longo da mucosa gástrica e duodenal dos Phyllostomidae estudados utilizamos o método histoquímico de Grimelius, que cora os grânulos citoplasmáticos de praticamente todas as células argirófilas através da impregnação pela prata (Pranchas 155-169).

As células argirófilas apresentam uma conformação que varia entre triangular, oval ou piriforme (Prancha 155 Figs. 1A-D). Seu pólo apical muitas vezes é estreito, aparentemente não atingindo a superfície luminal, representando provavelmente o tipo fechado (“closed cells”) (Prancha 155 Figs. 1B-D). Registra-se a presença de numerosos grânulos secretores concentrados na região perinuclear, que se apresentam corados em marrom a negro devido à impregnação pelo nitrato de prata do método de Grimelius.

Os resultados apontam para uma distribuição desigual das células argirófilas ao longo da mucosa gástrica e duodenal nas espécies estudadas (Tabela 4). Entre os Phyllostominae, *Phyllostomus* apresenta um maior número global de células argirófilas na mucosa principalmente nas glândulas cardíacas, o oposto de *Chrotopterus* e *Mimon* (Prancha 155 Figs. 2A-B). Em *Phyllostomus* e *Chrotopterus* as células argirófilas ocupam o colo e a base das glândulas fúndicas (Pranchas 156 Figs. 1-2; 157 Figs. 1A-C, 2A-B) aumentando gradualmente seu número à medida que aproximamos da região pilórica (Prancha 158 Figs. 1A-B). Já em *Mimon* estas são escassas no colo e na base das glândulas fúndicas. Em Glossophaginae observam-se células argirófilas na base das glândulas gástricas, entretanto na região fúndica algumas dessas células são também visualizadas no colo de suas glândulas, em meio às células parietais (Pranchas 159 Figs. 1-2; 160 Fig. 2). Na transição pilo-fúndica de *Glossophaga* é também assinalado um ligeiro aumento destas entre as células mucosas (Prancha 160 Figs. 1A-B). Em Stenodermatinae a distribuição das

células argirófilas apresenta-se desigual entre os representantes estudados: *Artibeus* e *Sturnira* apresentam poucas células argirófilas na base das glândulas fúndicas e numerosas nas glândulas pilóricas (Pranchas 163 Fig. 1; 164 Fig. 2); em *Uroderma* estas células mostram-se numerosas na base das glândulas fúndicas entre as células principais, porém seu número diminui gradualmente na direção do piloro (Pranchas 162, Figs. 1A-B); já *Platyrrhinus* apresenta raras células argirófilas, sendo estas melhor observadas nas glândulas fúndicas e pilóricas (Pranchas 163 Fig. 2; 164 Fig. 1); Uma característica é comum a todos os Stenodermatinae: a presença de algumas células argirófilas nas glândulas cárdicas (Prancha 161 Figs. 1-2); e de poucas na base das glândulas fúndicas, a única exceção é observada em *Uroderma* (Pranchas 162-163). Em *Carollia* se observam poucas células argirófilas pela mucosa; quando presentes estas ocupam o colo e a base das glândulas, principalmente as cárdicas e pilóricas (Prancha 166). As glândulas gástricas dos gêneros de Desmodontinae apresentam poucas células argirófilas em *Diaemus* e raras em *Desmodus* (Pranchas 168 Figs. 1A-B; 169 Fig. 1); exceto nas glândulas pilóricas onde um maior número foi observado (Pranchas 169 Fig. 2).

Nas criptas de Lieberkühn da mucosa da JGD, poucas células argirófilas são assinaladas somente em Phyllostominae (Prancha 158 Fig. 2). Enquanto que em Glossophaginae, Carollinae, Stenodermatinae e Desmodontinae, estas células são encontradas entremeadas às células do epitélio de revestimento das vilosidades, bem como nas criptas de Lieberkühn (Pranchas 165 Figs. 1-2; 166 Fig. 2; 167 Figs. 1-2). E entre todos os Phyllostomidae, estas se apresentam mais numerosas entre os gêneros de Stenodermatinae. Em *Anoura*, *Glossophaga*, *Artibeus*, *Sturnira* e *Desmodus*, algumas células enteroendócrinas são igualmente observadas nas glândulas de Brünner.

Tabela 4: Padrão de distribuição das células enteroendócrinas ao longo das regiões da mucosa gástrica e da JGD observadas pelo método de Grimelius em morcegos da Família Phyllostomidae. (FC, fundo cego; PF, transição pilo-fúndica; C, colo das glândulas; B, base das glândulas; GB, Glândulas de Brünner; NV, não visível).

SUBFAMÍLIA	GÊNERO ESTUDADO	REGIÃO DA MUCOSA GÁSTRICA			MUCOSA E SUBMUCOSA DUODENAL (JGD)		
		Cárdia	Fúndica	Pilórica	Vilos	Criptas	GB
Desmodontinae	<i>Desmodus</i>	NV	+	+	+	+	+
	<i>Diaemus</i>	NV	++	+	+	+	+
Glossophaginae	<i>Anoura</i>	±	+C/B; ±PF	±	+	+	+
	<i>Glossophaga</i>	±	+C/B; +PF	±	+	+	+
Phyllostominae	<i>Mimon</i>	±	±FC; +C; +PF	+	0	±	0
	<i>Phyllostomus</i>	++	±FC; +C/B; ++PF	++	0	±	0
	<i>Chrotopterus</i>	±	±FC; +C/B; ++PF	++	0	±	0
Carollinae	<i>Carollia</i>	+	±C	+	+	+	0
Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	+	±B	++	+	+	+
	<i>Platyrrhinus</i>	+	+B	+	+	+	0
	<i>Uroderma</i>	+	++B	+	+	+	0
	<i>Sturnira</i>	+	±B	++	+	+	+

± (raras); + (presentes em pequeno número); ++(presentes em grande número); 0 (ausentes).

DISCUSSÃO

5. DISCUSSÃO

A ordem Chiroptera é particular entre os mamíferos, não somente por apresentar legítimas formas voadoras e uma grande variedade de espécies, mas por possuir hábitos alimentares altamente específicos o que implicou em grandes transformações e adaptações na morfologia do estômago.

MORFOLOGIA MACROSCÓPICA

Desde o início do século XIX, várias classificações foram propostas para caracterizar o estômago de morcegos baseando-se na sua forma macroscópica, conforme destacaram os trabalhos de Cuvier (1805), Huxley (1865), Robin (1881), Eisentraut (1950), Grassé (1955), Forman (1972) e Forman *et al.* (1979). Entretanto, devido a grande diversidade de morcegos e as poucas descrições existentes da anatomia do estômago desses mamíferos voadores, ainda não se atingiu uma uniformidade entre as descrições, sobretudo no tocante a diversidade anatômica da família Phyllostomidae.

Apesar dos Phyllostomidae apresentarem um formato padrão do estômago sacular, à exceção apenas da subfamília Desmodontinae, expressivas variações intergenéricas são assinaladas, conforme detalhado nos resultados deste trabalho. Os Desmodontinae diferem das outras subfamílias por apresentarem um estômago alongado e tubular - “intestiniforme”. Esta classificação anatômica geral concorda com as observações de Robin (1881) e Forman (1972), considerados como os mais amplos e detalhados trabalhos descritivos sobre a morfologia do estômago de quirópteros.

A anatomia externa e interna do estômago dos gêneros de Phyllostomidae estudados apresenta um amplo quadro de variações, entretanto cinco macro-categorias são

propostas: **Hematófaga, Simples-sacular, Sacular, Intermediária-sacular e Complexa-sacular**. A formulação dessas macro-categorias reúne coincidentemente os diversos gêneros estudados nas subfamílias propostas pela classificação de Wetterer *et al.* (2000), utilizada como a base taxonômica deste trabalho. Adicionalmente, ressalva-se que essas subfamílias correspondem a uma segmentação de hábitos alimentares conhecidos para a Phyllostomidae. Assim a categoria hematófaga abrange exclusivamente os Desmodontinae, a simples-sacular os Phyllostominae, a sacular os Glossophaginae, a intermediária-sacular os Carolliinae e a complexa-sacular os Stenodermatinae. Este equacionamento entre essas categorias e as subfamílias deve ser testado futuramente com a expansão do universo amostral, incluindo mais gêneros e espécies por subfamílias, além das subfamílias de Phyllostomidae ainda não apreciadas.

Desmodontinae: Categoria Hematófaga

O padrão anatômico do estômago caracterizado por um fundo cego extremamente alongado e tubular, observado para *Desmodus* e *Diaemus*, define a categoria **hematófaga**. O reconhecimento desta categoria é concordante com as descrições de vários autores (Huxley, 1865; Robin, 1881; Grassé, 1955; Andrew, 1959; Schultz, 1965; Rouk e Glass, 1970; Forman, 1972; Forman *et al.*, 1979; Morton, 1986; Harlow e Braun, 1997). Esta caracterização anatômica é diretamente relacionada com uma maior eficiência na retenção de grandes quantidades de sangue, característica única entre os mamíferos. Modificações da mucosa, que serão discutidas adiante, também contribuem para o aumento da área de superfície relativa de absorção. A proximidade das aberturas cárdica e pilórica sugerem que, na ausência de modificações estruturais da região cárdica - que permitem o enchimento do fundo cego - o esfíncter pilórico, mesmo reduzido, deve provavelmente ter participação funcional para garantir o enchimento gástrico (Forman, 1972).

Phyllostominae: Categoria Simples-Sacular

Na Subfamília Phyllostominae, o estômago do morcego insetívoro *Mimon* é relativamente curto em relação ao seu comprimento, o vestíbulo cárdico está ausente, a região pilórica é ligeiramente alongada e estreita, o fundo cego é arredondado e bem mais desenvolvido que nos outros Phyllostominae estudados. A JEG localiza-se aproximadamente no meio da curvatura menor, com inserção quase retilínea e localizada acima da JGD. Tais características supracitadas destacam o estômago de *Mimon* como um dos mais simples e menos especializado entre todos os Phyllostomidae estudados. Ressalva-se, contudo, que *Mimon* compartilha um conjunto de outras características com espécies de morcegos predominantemente insetívoras, tais como: *Myotis velifer* e *Antrozous pallidus* (Vespertilionidae), examinados por Rouk (1968); *Pteronotus parnellii* (Mormoopidae), *Natalus stramineus* (Natalidae) e *Plecotus townsendii* (Vespertilionidae), como descrito por Forman (1972); *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae), estudado por Forman (1973); *Miniopterus schreibersii* (Vespertilionidae), descrito por Bhide (1979); *Micronycteris megalotis*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Tonatia bidens* e *T. nicaraguae* (Phyllostomidae), descritos por Forman (1973) e Forman *et al.* (1979); e *Molossus molossus* (Molossidae), caracterizado por Rozensztranch e Apfel (submetido).

Esta forma de estômago detalhada para *Mimon* se assemelha àquela encontrada em mamíferos da Ordem Insectivora, extensamente estudados por Myrcha (1967). Desta forma sugerimos a criação de uma categoria do tipo “**simples-sacular**” com uma morfologia gástrica provavelmente representativa de uma condição primitiva dentro de Chiroptera. Apesar da insetivoria ser considerado um hábito alimentar mais generalizado e difundido entre os quirópteros, a suposição de que esta seja uma condição basal para a ordem é ainda controversa na literatura corrente, recentemente revista por Ferrarezzi e Gimenez (1996).

Os outros Phyllostominae, *Phyllostomus* e *Chrotopterus*, onívoro e carnívoro, respectivamente, mesmo apresentando dietas básicas diferenciadas das de *Mimon*, compartilharam algumas características macroscópicas, como: vestibulo cárdico muito pequeno (*Phyllostomus*) ou ausente (*Chrotopterus*); região pilórica estreita e ligeiramente alongada e um fundo cego arredondado, porém menos desenvolvido. Estas características anatômicas, aliadas principalmente àquelas observadas à microscopia representam um mosaico de características que exibem traços que se assemelham às formas mais básicas de dietas em morcegos, como as observadas em insetívoros e carnívoros. A partir dessas observações, reiteramos a inclusão de *Phyllostomus* e *Chrotopterus* na mesma categoria acima descrita para *Mimon*. As proposições aqui formalizadas estão de acordo com os trabalhos de Forman (1973), referente a *Micronycteris megalotis*, *Tonatia nicaraguae*, particularmente a *Chrotopterus auritus*, e de Forman *et al.* (1979), relativo a *Micronycteris hirsuta*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Macrotus waterhousii*, *Trachops cirrhosus* e *Phylloderma stenops*.

Glossophaginae: Categoria Sacular

Os gêneros nectarívoros de Glossophaginae apresentaram um estômago com um formato geral arredondado, principalmente por apresentar sua grande curvatura pronunciada no plano frontal, um fundo cego dilatado, o vestibulo cárdico pequeno, a incisura cárdica pronunciada, a região pilórica estreita (ligeiramente alongada e recurvada anteriormente) e com a JEG inserida numa posição quase central. Cabe salientar que o grau de desenvolvimento da dilatação do fundo cego é significativamente mais pronunciada em *Anoura* do que em *Glossophaga*; adicionalmente esta condição referente a posição da JEG é igualmente diagnosticada como uma característica de *Mimon*.

A descrição da morfologia geral do estômago aqui delineada para *Glossophaga* e *Anoura* concorda com as descrições de Forman (1971a) e Forman *et al.* (1979) para a Subfamília Glossophaginae. Entretanto, algumas diferenças são notificadas: 1) o fundo cego e a região pilórica mais alongadas em *Leptonycteris*; 2) vestíbulo cárdico desenvolvido e piloro curto em *Lichonycteris*; e 3) o vestíbulo cárdico e fundo cego extremamente desenvolvidos em *Lonchophylla*, característica não usual dentro de Glossophaginae, aproximando-o a condições encontradas em alguns Stenodermatinae frugívoros.

As características apresentadas pelo estômago de Glossophaginae representam uma categoria do tipo “**sacular**”, mais especializada do que a observada em Phyllostominae, caracterizada por adaptações que permitem o acúmulo de grandes concentrações de matéria vegetal (de difícil digestão). O aumento do comprimento da porção pilórica, observada em alguns gêneros, também representa uma forma de aumentar o volume gástrico (Forman *et al.*, 1979).

Carolliinae: Categoria Intermediária-Sacular

O estômago do morcego frugívoro, e complementarmente insetívoro, *Carollia* é: alongado com sua porção terminal recurvada anteriormente, vestíbulo cárdico pouco desenvolvido, fundo cego arredondado e dilatado, apresentando a maior parte do estômago representada pela região fúndica que se afunila no sentido do piloro. Similares observações foram destacadas por Forman *et al.* (1979) para *Carollia castanea* e também para *Carollia perspicillata*. Essas modificações anatômicas, principalmente as da região pilórica, indicam uma possibilidade de retardo no enchimento gástrico, fato que deve implicar numa melhor ação digestiva.

Este mosaico de variações descrito para Carolliinae induz uma leitura de que esta subfamília apresenta um padrão morfológico geral intermediário entre os Glossophaginae e os Stenodermatinae. O estômago de Carolliinae exibe uma simplicidade estrutural semelhante à encontrada na maioria dos Glossophaginae, combinando algumas especializações do fundo cego e do piloro, típicas de Stenodermatinae frugívoros. Baseadas nessas características conclama-se a criação e inclusão do estômago de Carolliinae na categoria “**intermediária-sacular**”.

Devido à similaridade morfológica do vestíbulo cárdico, fundo cego, alongamento no sentido fundo-piloro, e hábito alimentar similar com os Stenodermatinae frugívoros, Forman (1972) incluiu *Carollia perspicillata* no mesmo grupo dos Stenodermatinae, representados por *Sturnira lilium* e *Artibeus lituratus*. Na época, estas espécies eram consideradas Sturnirinae e Stenoderminae, respectivamente. Entretanto, como notificado pelo autor e aqui corroborado, o vestíbulo cárdico das espécies de Stenodermatinae apresenta um maior desenvolvimento e uma nítida prega na parede do estômago no lado esquerdo da JEG separando o vestíbulo cárdico e o fundo cego, característica ausente em *Carollia*.

Stenodermatinae: Categoria Complexa-Sacular

A subfamília Stenodermatinae é representada por gêneros predominantemente frugívoros, porém com dietas complementares de insetos e néctar. A categoria **complexo-sacular** é criada para atender a característica complexidade da morfologia do estômago dos Stenodermatinae, compreendendo numerosas particularidades.

Morcegos frugívoros de uma forma geral consomem grandes quantidades de alimento, cerca de quatro vezes mais do que os morcegos insetívoros (Kovtun e Zhukova,

1994), e isto pode ser explicado pela reduzida quantidade de proteínas encontradas em material vegetal (<6% de proteína bruta, como inferido por Howe e Estabrook, 1977 e Foster, 1978). A digestão dos frugívoros apresenta uma dificuldade adicional referente à própria digestão do material vegetal. Adaptações para o aumento do volume gástrico aparecem como importantes “soluções” para essa problemática, juntamente com modificações dos constituintes celulares da mucosa, conforme descrito por Hart (1971) e Forman (1973).

Todos os estômagos dos gêneros de Stenodermatinae estudados apresentaram um tamanho avantajado, principalmente o de *Artibeus*, quando comparados aos dos outros herbívoros (Glossophaginae e Carolliinae). O fundo cego apresentou um maior desenvolvimento em todas as espécies, variando, porém na sua forma geral: mais arredondado em *Artibeus* e *Sturnira*; alongado e ligeiramente mais estreito em *Uroderma* e *Platyrrhinus*, sendo que em *Uroderma* o ápice é mais pontudo e recurvado dorsalmente, enquanto que em *Platyrrhinus* a porção terminal encontra-se recurvado ventralmente. Esta síntese anatômica está de acordo com Forman (1973).

A porção terminal do estômago de Stenodermatinae é alongada e recurvada anteriormente, afunilando-se na direção do esfíncter pilórico. Esta condição se apresenta bem definida em *Artibeus* e *Sturnira*, entretanto em *Uroderma* e *Platyrrhinus* esta é um pouco mais curta. Essas assertivas anatômicas são mais uma vez concordantes com o trabalho de Forman (1973). Características semelhantes também foram observadas entre alguns Megachiroptera estudados por Kamiya e Pirlot (1975), Okon (1977), Bhide (1980), Tedman e Hall (1985) e Makanya *et al.* (2001). A semelhança anatômica do estômago dos sternodemátineos frugívoros com o dos Megachiroptera frugívoros, fruto de convergências evolutivas, é particularmente interessante para estudos eco-evolutivos.

A presença de uma prega da parede do estômago no lado esquerdo da JEG mostrou-se comum somente aos Stenodermatinae, porém seu desenvolvimento se apresentou variável, sendo bem desenvolvida em *Artibeus*, de tamanho intermediário em *Uroderma* e *Platyrrhinus* e pouco desenvolvida em *Sturnira*. Esta prega separa o vestíbulo cárdico do fundo cego e sua presença também fora assinalada para outros Stenodermatinae estudados por Forman (1972 e 1973) e Forman *et al.* (1979). O vestíbulo cárdico desenvolvido, com um maior destaque em *Artibeus* e *Uroderma* do que em *Platyrrhinus* e *Sturnira*, aliado a condição da JEG superior a JGD, representam características que contribuem para a maior eficiência no acúmulo temporário de grandes quantidades de sumos e polpas dos frutos ingeridos. Este padrão morfológico foi igualmente reconhecido para outros Stenodermatinae, examinados por Forman (1972 e 1973) e Forman *et al.* (1979). O grande desenvolvimento do vestíbulo cárdico também é comum entre os Megachiroptera (Kamiya e Pirlot, 1975; Okon, 1977; Bhide, 1980; Tedman e Hall, 1985 e Makanya *et al.*, 2001), indicando outro parâmetro de convergência evolutiva entre as adaptações a frugivoria dos Stenodermatinae e dos Megachiroptera. O maior desenvolvimento do vestíbulo cárdico implica num aumento da área de superfície interna do estômago de contato com o alimento, ratificando ainda mais a relação entre a ingestão de grandes quantidades de material frutífero e seu acúmulo temporário no estômago. Como sua digestão é sabidamente difícil, o alimento deve permanecer acumulado por menores períodos de tempo no estômago, para que de um volume muito elevado, esses frugívoros consigam adquirir o substrato calórico suficiente a sua manutenção fisiológica. Daí a necessidade do consumo de grandes volumes de alimento para se atingir a máxima eficiência do processo digestivo como um todo.

Algumas particularidades apresentadas pelo estômago dos Stenodermatinae podem ser correlacionadas a de alguns Pteropodidae (Megachiroptera), e provavelmente apontam

para características convergentes a frugivoria, embora seus consumos diários de alimento não sejam equivalentes. Entre os stenodermatíneos o consumo diário de frutos se apresenta equivalente a sua massa corporal, enquanto que entre os pteropodídeos este consumo pode exceder de 1,4-2,5 vezes mais, como inferido por Mutere (1973), Thomas (1984) e Kovtun e Zhukova (1994).

Vestíbulo Cárdico

O grau de desenvolvimento do vestibulo cárdico atinge sua máxima proporção de tamanho nos Stenodermatinae, diminuindo gradualmente seu desenvolvimento em Glossophaginae, Carollinae, Phyllostominae (*Phyllostomus* e *Mimon*); enquanto que em Desmodontinae e *Chrotopterus* (Phyllostominae) o vestibulo está completamente ausente. Este padrão de variação está de acordo com Forman (1972 e 1973) e Forman *et al.* (1979). Os gêneros hematófagos, carnívoros e parcialmente os insetívoros e onívoros, apresentaram ausência total ou um desenvolvimento vestigial do vestibulo cárdico, nesta sequência. A ausência ou desenvolvimento reduzido do vestibulo cárdico pode ser relacionado com as necessidades nutricionais calóricas nestas formas, que conseguem digerir seu alimento mais facilmente e conseqüentemente retirar maior percentual protéico da matéria animal ingerido, requerendo assim menores quantidades de massa alimentar a serem temporariamente armazenadas no estômago. Em morcegos insetívoros, por exemplo, como citado por Kovtun e Zhukova (1994), a eficiência na assimilação do alimento oscila entre 68 a 92%. Esta eficiência pode estar relacionada com a presença da quitinase, uma enzima quitinolítica encontrada na mucosa gástrica de morcegos insetívoros (Jeuniaux, 1961). As poucas modificações estruturais correlacionadas ao aumento do volume interno do estômago em insetívoros, quando comparadas àquelas observadas entre os nectarívoros e principalmente os frugívoros, não comprometem sua eficácia digestiva. Entretanto, são

cruciais para incluí-los na macro-categoria de estômago que consideramos a mais simples entre todos os Chiroptera.

Uma exceção a esta regra é representada pela condição encontrada nos hematófagos, cujo alongamento do estômago associado ao extenso pregueamento de sua superfície interna, menor profundidade da mucosa e a grande vascularização da submucosa representam adaptações para a retenção de grandes volumes de sangue, bem como para a absorção de água (Mitchell e Tigner, 1970; Rouk e Glass, 1970; Hart, 1971; Forman, 1972; Kamiya *et al.*, 1979; Morton e Richards, 1981). Como inferido por Wimsatt (1969), em condições naturais o volume de sangue ingerido por *Desmodus rotundus* pode atingir uma proporção de 30-50% de seu peso corporal. Grandes volumes de líquidos ingeridos desencadeiam um metabolismo rápido para a excreção da água absorvida (aproximadamente 16ml por uma média de 30g de peso (Horst, 1969)), que se inicia cerca de 2-5 minutos após ingestão conforme destacado por McFarland e Wimsatt (1969). Esta eficácia se faz necessária para que o aumento do peso corporal, fruto da ingestão de alimento, não comprometa a aerodinâmica do voo. Adicionalmente a sua rápida digestão e absorção de água, esta dieta fornece valores protéicos mais elevados do que qualquer outra fonte alimentar, pois o sangue ingerido apresenta-se constituído por aproximadamente 80% de água e 20% de proteínas com muito poucos carboidratos e lipídios como citado por Horst (1969).

Esfíncter Cárdico

Em nenhum dos filostomídeos estudados é assinalada a presença de um esfíncter cárdico na JEG, esta ausência é igualmente reconhecida por vários autores: Robin (1881); Rouk e Glass (1970); Forman (1971a, 1972 e 1973); Forman *et al.* (1979); Bhidé (1980);

Rozensztranch e Apfel (submetido). A presença de esfíncter cárdico somente é indicada para os seguintes microquirópteros: *Noctilio labialis* (Forman, 1972), *Rhinopoma kinneari* (Agrawal e Gupta, 1982), *Nyctalis noctula* (Baitinger *et al.*, 1991); e para os megaquirópteros: *Eidolon helvum* (Okon, 1977), *Pteropus alecto* e *P. poliocephalus* (Tedman e Hall, 1985).

A ausência de um mecanismo típico que permita o fechamento da JEG, para assim evitar o refluxo do alimento para o esôfago em morcegos é surpreendente, principalmente por serem animais que possuem o hábito de se pendurarem de cabeça para baixo pelas patas posteriores enquanto em repouso. Forman (1972) propôs que o espessamento da camada muscular circular interna e da muscular da mucosa na região da JEG, observado em algumas espécies estudadas, deva ter alguma implicação funcional neste processo de fechamento. Os resultados de nossos estudos morfológicos corroboram tais inferências, visto que há um nítido espessamento da musculatura, principalmente a da camada muscular circular interna na região da JEG. Esta disposição se mostra mais bem caracterizada entre os gêneros de Phyllostominae, Carollinae e Stenodermatinae.

Esfíncter Pilórico

Padrões de variação do esfíncter pilórico (projeção da camada muscular circular interna para o interior da JGD) são observados entre os Phyllostomidade.

Na maioria dos gêneros, o esfíncter pilórico se apresenta bem desenvolvido e assimétrico, entretanto este padrão é variável. O esfíncter pilórico assimétrico tendo o folheto associado a grande curvatura um maior desenvolvimento, foi observado em *Glossophaga* e *Anoura* (Glossophaginae) e *Phyllostomus* e *Chrotopterus* (Phyllostominae). Outros autores descrevem esta condição para: *Mormoops* e *Pteronotus* (Mormoopidae)

(Forman, 1971a); *Phyllostomus discolor* e *Glossophaga soricina* (Forman, 1972); *Noctilio leporinus* (Noctilionidae), *Micronycteris megalotis*, *Chrotopterus auritus* e *Tonatia nicaraguae* (Phyllostominae) (Forman, 1973); *Tonatia minuta* e *Centurio senex* (Stenodermatinae) (Forman *et al.*, 1979); *Rhinopoma kinneari* (Rhinopomatidae) (Agrawal e Gupta, 1982). Peculiaridades destacadas por Forman *et al.* (1979), referente ao gênero *Tonatia*, diz respeito ao fato do folheto associado à pequena curvatura encontrar-se praticamente ausente e, ao gênero *Centurio*, no qual o folheto do lado da grande curvatura apresentar um tamanho três vezes maior que o do lado oposto.

Em Carolliinae e na maioria dos Stenodermatinae, *Uroderma*, *Platyrrhinus* e *Sturnira*, o esfíncter pilórico apresentou assimetria inversa dos folhetos, sendo mais desenvolvido aquele do lado da pequena curvatura. O esfíncter em *Sturnira* apresenta a particularidade de encontrar-se numa condição miniaturizada. Essas observações foram de maneira similar assinalada por Forman *et al.* (1979) para os Stenodermatinae: *Chiroderma villosum*, *Uroderma bilobatum*, *Sturnira lilium* e *S. ludovici*. Os autores destacaram ainda que no gênero *Sturnira* o esfíncter pilórico é único, podendo estar simplesmente ausente ou apresentar-se numa condição vestigial, tendendo a uma estruturação simétrica. Cabe sublinhar que a caracterização de Forman (1972) do esfíncter pilórico de *Carollia* e *Sturnira* como simétricos, levando o autor a agrupá-los numa mesma categoria (associado ao *Artibeus*), não goza de qualquer suporte nas evidências aqui formalizadas. Nos Desmodontinae, em *Mimon* e *Artibeus* o esfíncter pilórico é simétrico, concordando assim com as observações de Forman (1972), para *Desmodus rotundus* e *Artibeus lituratus*, e Forman (1973), para *Artibeus phaeotis* e *Vampyressa pusilla* (Stenodermatinae). Bhide (1980) destacou similar disposição para *Miniopterus schreibersii* (Vespertilionidae).

Rouk e Glass (1970) descreveram a presença do esfíncter pilórico sem dar destaque a sua estrutura, nos morcegos: *Myotis velifer*, *Antrozous pallidus* e *Tadarida brasiliensis* (insetívoros); *Leptonycteris samborni* (nectarívoro) e *Desmodus rotundus* (hematófago). Uma exceção, que representa uma condição singular entre morcegos, foi a ausência total do esfíncter pilórico em *Nyctalis noctula* (Vespertilionidae) relatado por Baitinger *et al.* (1991).

As variações estruturais do esfíncter pilórico são provavelmente associadas à dieta. O padrão de assimetria, para o lado da grande curvatura ou para o lado da pequena curvatura, pode provavelmente resultar em alguma deficiência no fechamento gástrico. Os folhetos valvulares de tamanhos diferentes, teoricamente podem ter alguma implicância funcional na limitação da abertura da JGD, pois sua associação para o fechamento/abertura gástrica pode não ser perfeita. Isto provavelmente deve exercer alguma influência no retardo da ação de enchimento/esvaziamento do estômago. Esta condição é principalmente observada nos frugívoros e nectarívoros. Nestes, conforme já abordado, sua fonte alimentar é de difícil degradação, necessitando assim que grandes volumes de alimento sejam armazenados para atender as suas demandas nutricionais.

O padrão simétrico observado em *Mimon* e *Artibeus* apresenta um grande desenvolvimento de seus folhetos gerando provavelmente facilidades para o fechamento gástrico. Já o esfíncter pilórico de Desmodontinae é reduzido em volume, quando comparado aos outros filostomídeos. É possível que este menor desenvolvimento possa estar relacionado com a passagem do alimento líquido para o duodeno, permitindo assim sua mais rápida absorção, desviando para o estômago tubular destas formas somente o volume excedente para armazenamento e futura absorção.

Os morcegos que consomem material vegetal, como néctar, pólen e frutas, apresentaram um esfíncter com folhetos valvulares sempre alongados e finos, quando comparados com espécies que se alimentam de matéria animal, que são freqüentemente mais espessos. Esta característica é particularmente desenvolvida em Glossophaginae, Carolliinae e Stenodermatinae, com exceção de *Sturnira* conforme já abordado. Esta morfologia associada com a orientação voltada para o interior do duodeno, deve permitir uma liberação mais lenta do conteúdo gástrico para o duodeno, provavelmente contribuindo para a melhoria da capacidade digestiva. Tais características estão igualmente presentes em outros Stenodermatinae (*Chiroderma*, *Vampyressa*, *Vampyrodes* e *Centurio*) e Glossophaginae (*Choeronycteris*, *Hylonycteris*, *Leptonycteris*, *Lichonycteris* e *Lonchophylla*), conforme indicadas por Forman *et al.* (1979).

Pregas Gástricas

A parede interna do estômago em toda sua extensão e em todas os gêneros estudados apresenta-se pregueada, formando as típicas rugas ou pregas gástricas. Estas pregas geralmente estão orientadas ao longo do eixo longitudinal do estômago e de forma paralela na porção terminal tubular, o piloro. Entretanto, as pregas podem também apresentar um arranjo paralelo ondulado ou um arranjo irregular entrelaçado, com numerosas anastomoses por todas as partes restantes do estômago, principalmente o fundo. A partir dos arranjos observados é possível propor quatro padrões gerais de orientação de pregas.

O primeiro padrão é representado por pregas orientadas de forma **longitudinal e paralela**, sendo predominantemente encontradas nas porções tubulares do estômago. Tal padrão encontra-se destacado em todos os gêneros das subfamílias de Phyllostomidae

estudados, e caracterizam um padrão que é independente do tipo da dieta. Esta disposição de pregas foi diagnosticada para a mesma região gástrica das espécies estudadas por Park e Hall (1951), Rouk e Glass (1970), Forman (1972 e 1973), Bhide (1978), Forman *et al.* (1979), Agrawal e Gupta (1982) e Rozensztranch e Apfel (submetido). As evidências apontam para uma ampla distribuição desta condição entre os Microchiroptera. Similar organização também foi assinalada entre os Megachiroptera estudados por Robin (1881), Bhide (1980), Tedman e Hall (1985) e Makanya *et al.* (2001).

O segundo padrão caracteriza as partes não-tubulares, como o fundo, onde estas pregas apresentam-se **paralelas e onduladas**. Este padrão é reconhecido para os Glossophaginae, Phyllostominae e Carollinae, concordando assim com as descrições de Rouk e Glass (1970), Forman (1972 e 1973), Forman *et al.* (1979) e Rozensztranch e Apfel (submetido). Os Megachiroptera estudados por Bhide (1980) e Tedman e Hall (1985) também apresentam este padrão. As ondulações das pregas em conjunto com a camada muscular da mucosa, permitem um aumento da habilidade de distensão desta porção do estômago que geralmente nestas formas é menor que as áreas equivalentes encontradas nos Stenodermatinae.

Em Stenodermatinae, o padrão de organização das pregas apresenta um certo grau de **complexidade e interdigitação** das pregas pela maior parte do estômago, principalmente no fundo cego e vestibulo cárdico, representando assim um terceiro padrão. Este padrão também foi caracterizado em outros Stenodermatinae, como: *Artibeus* e *Sturnira* (Forman, 1972); *Artibeus*, *Chiroderma*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyrodes*, *Vampyrops*, *Centurio* e *Sturnira* (Forman, 1973 e Forman *et al.*, 1979). Este arranjo complexo além de aumentar a distensibilidade pode ser efetivo no retardo do enchimento

gástrico, que é de grande importância como uma adaptação digestiva em frugívoros obrigatórios (Forman *et al.*, 1979).

Os Desmodontinae apresentam, por toda a sua superfície interna no sentido do comprimento, delicadas pregas longitudinais e paralelas com um arranjo **tortuoso e com numerosas anastomoses**. Esta estruturação de pregas é similar às descritas por Robin (1881), Park e Hall (1951), Rouk e Glass (1970), Forman (1972) e Forman *et al.* (1979). Este arranjo permite uma ampliação considerável da área interna do estômago, enfatizando ainda mais seu papel primário de reservatório de sangue, bem como da superfície disponível a absorção de água.

Robin (1881) também destacou três padrões de pregas por todo o estômago: 1) pregas longitudinais e paralelas como as observadas em Megachiroptera e Microchiroptera insetívoros; 2) pregas longitudinais e paralelas, com numerosas anastomoses entre elas observadas em Desmodontinae; e 3) pregas com padrão desordenado (“sponge-like”) encontradas em Microchiroptera frugívoros. Nossos resultados concordam em parte com os deste autor. Embasamos nossa formulação no fato de que (mesmo que este tenha estudado um grande número de quirópteros, 46 espécies representantes de 33 gêneros, 6 de Megachiroptera e 27 de Microchiroptera) a grande maioria dos táxons estudados é representada por insetívoros. A partir de uma amostragem de apenas 6 gêneros (cerca de 18% do total) o autor generalizou padrões para a Família Phyllostomidae sobre a totalidade da superfície do estômago, sem fazer distinção entre as regiões.

Uma síntese contendo alguns exemplos dos padrões de variação macroscópica do estômago de Phyllostomidae com suas respectivas implicações morfofuncionais pode ser apreciada na Tabela 5.

Tabela 5: Síntese, com alguns exemplos de padrões de variação macroscópica do estômago da Família Phyllostomidae, que apresentam implicações morfofuncionais potenciais. (VC, vestíbulo cárdico; FC, fundo cego; GC, Grande curvatura).

ESTRUTURA	VARIAÇÃO	IMPLICAÇÕES FUNCIONAIS	SUBFAMÍLIA/TAXON	MACRO-CATEGORIA DO ESTÔMAGO	HÁBITO ALIMENTAR PRINCIPAL
Forma geral do estômago	A- Forma do estômago tubular	Reservatório para grandes volumes e absorção	Desmodontinae	Hematófaga	Hematofagia
	B- Forma do estômago sacular	Acúmulo temporário de grandes e pequenos vols.	Phyllostomidae (exceto Desmodontinae)	Todas (exceto Hematófaga)	Diversificado (exceto Hematófaga)
Vestíbulo cárdico	A- Presente e bem desenvolvido	Aumento de área interna disponível para contato com o alimento	Stenodermatinae	Complexa-sacular	Frugívoria
	B- Ausente a vestigial	Não interfere no aumento de área	Phyllostomidae (exceto Desmodontinae)	Todas (exceto Complexa-sacular)	Diversificado
Fundo cego	A- Tubular alongado	Retenção de grandes volumes do alimento líquido	Desmodontinae	Hematófaga	Hematofagia
	B- Arredondado (dilatado ou não)	Retenção do alimento (aumento do volume gástrico x tipo de alimento)	Phyllostomidae (exceto Desmodontinae)	Todas (exceto Hematófaga)	Diversificado (exceto Hematófaga)
Prega muscular separando VC/FC	A- Presente	Separação entre o VC e o FC (compartimentalização interna)	Stenodermatinae	Complexa-sacular	Frugívoro
	B- Ausente	Não compartimentalização interna	Todas (exceto Stenodermatinae)	Todas (exceto Complexa-sacular)	Diversificado
Esfíncter Pilórico	A- Assimétrico	Oclusão incompleta - influência no retardo da ação de enchimento/esvaziamento do estômago	Glossophaginae, Carolliinae, Stenodermatinae (ex. <i>Ariteus</i>), Phyllostominae (exc. <i>Mimon</i>)	Todas (exceto Hematófaga)	Diversificado/Independente
	B- Simétrico	Oclusão perfeita - fechamento gástrico facilitado	Desmodontinae, <i>Mimon</i> e <i>Ariteus</i>	Hematófaga, Simple-sacular e Complexa-sacular	Diversificado/Independente
Camada Muscular	Feixes entremeados por tecido conjuntivo (principalmente FC)	Ganho gradual de capacidade de armazenamento do estômago e redução da resistência a o enchimento sem perder sua contratilidade.	Todas	Todas	Diversificado/Independente
	Maior desenvolvimento no FC, GC, e porções tubulares	Adaptação em resposta ao suporte de massa	Glossophaginae, Carolliinae, Stenodermatinae	Sacular, Intermediária-sacular e Complexa-sacular	Herbívoros

MORFOLOGIA MICROSCÓPICA – HISTOLOGIA

Em todos os representantes de Phyllostomidae foi observado o padrão histológico geral de quatro camadas na parede do estômago, ou seja: mucosa, submucosa, muscular e serosa. Este padrão é típico para os mamíferos, inclusive o homem (Andrew, 1959; Rouk e Glass, 1970; Forman, 1972 e 1973; Bhide, 1979 e 1980; Forman *et al.*, 1979; Agrawal e Gupta, 1982; Tedman e Hall, 1985; George *et al.*, 1998; Junqueira e Carneiro, 2004; Rozensztranch e Apfel (submetido)).

CAMADA SEROSA

A estrutura da camada serosa do estômago de morcegos, que é normalmente negligenciada, é constituída por um tecido conjuntivo frouxo, altamente vascularizado, com variáveis acúmulos de tecido adiposo unilocular, recoberto externamente por um mesotélio, característica comum a todos os mamíferos (George *et al.*, 1998; Junqueira e Carneiro, 2004). Entretanto, a quantidade de tecido adiposo acumulado varia entre as espécies estudadas. Tal deposição se mostrou mais abundante nas formas onívoras, carnívoras e na maioria das frugívoras, com exceção de *Carollia*, ao passo que nos insetívoros e nectarívoros sua quantidade é mínima. Podemos associar este menor acúmulo ao fato destes eco-tipos requererem um maior gasto energético para a obtenção de suas fontes alimentares, permanecendo em vôo por um maior período de tempo. A escassez deste tecido em *Carollia* pode se dever as mesmas razões evolutivas, visto que as espécies do gênero não são frugívoras restritas. Nos hematófagos há também escassez de tecido adiposo na serosa, sendo provavelmente relacionada ao baixo percentual de lipídios no sangue circulante de suas presas, que em sua maioria são herbívoros.

CAMADA MUSCULAR

Todos os estômagos dos Phyllostomidae estudados possuem duas camadas de músculo liso denominadas circular interna e longitudinal externa, que se encontram separadas por um delgado tecido conjuntivo, contendo o plexo nervoso mioentérico. Uma camada delgada muscular da mucosa é também observada separando a mucosa da submucosa. Esta condição se apresenta amplamente distribuída a todos os Phyllostomidae examinados. De fato os Chiroptera de uma maneira geral também apresentam esta condição (Robin, 1881; Rouk e Glass, 1970; Forman, 1971a, 1972 e 1973; Rouk, 1973; Kamiya e Pirlot, 1975; Okon, 1977; Forman *et al.*, 1979; Bhide, 1979 e 1980; Agrawal e Gupta, 1982; Tedman e Hall, 1985; Makanya *et al.*, 2001; e Rozensztranch e Apfel, submetido).

A camada circular interna no fundo cego e ao longo de parte da grande curvatura apresenta uma organização em feixes entremeados por tecido conjuntivo em todas as espécies estudadas. Contudo, um maior desenvolvimento é assinalado para Desmodontinae, Phyllostominae, Carolliinae e Stenodermatinae. Similar organização também fora observada em outros Phyllostomidae e não-Phyllostomidae. Rouk e Glass (1970) a destacaram em *Tadarida* (Molossidae), *Myotis* e *Antrozous* (Vespertilionidae), *Leptonycteris* (Glossophaginae) e *Desmodus* (Desmodontinae). Neste último, ambas as camadas musculares apresentam-se organizadas em feixes. Forman (1972) a descreveu em todos os Phyllostomidae estudados, adicionalmente enfatizou que em *Desmodus* esta organização é encontrada por todo o estômago. Esta observação é aqui corroborada. A grande extensão destes feixes musculares no estômago de Desmodontinae, provavelmente deva permitir a expansão do órgão para acumular grandes quantidades de líquido. Forman (1973) observou esta mesma organização em Noctilionidae, Phyllostomidae e

Stenodermatinae. Forman *et al.* (1979) também assinalaram uma grande frequência desta mesma organização em feixes nos cortes longitudinais do estômago de Phyllostomidae, sendo, porém bem mais pronunciado em Stenodermatinae e Glossophaginae. Bhide (1979) observou este arranjo em *Miniopterus* (Vespertilionidae); e Agrawal e Gupta (1982) o descreveram em *Rhinopoma* (Rhinopomatidae).

Como previamente destacado por Forman (1972), a reunião das fibras musculares em feixes entrelaçados por tecido conjuntivo aparentemente deva promover um ganho gradual de capacidade de armazenamento do estômago. Concordamos com tal inferência, e adicionamos que estes feixes musculares frouxamente organizados devam reduzir um pouco a resistência da parede gástrica ao enchimento sem perder, entretanto a sua contratilidade. Nas formas frugívoras esta condição é particularmente bem desenvolvida, confirmando ainda mais esta hipótese.

A camada longitudinal externa encontra-se mais delgada por todo o estômago, como também notificado por Rouk e Glass (1970), Forman (1972 e 1973), Forman *et al.* (1979), Agrawal e Gupta (1982) e Rozensztranch e Apfel (submetido). Somente entre os Phyllostominae esta camada se encontra desenvolvida, com aproximadamente a mesma espessura da circular interna na região do fundo cego; confirmando as observações de Forman *et al.* (1979) para a subfamília.

A variabilidade existente entre o grau de desenvolvimento em espessura da camada muscular em relação às porções sacular (fundo cego) e tubular do estômago, bem como entre a grande e pequena curvatura, foram observadas entre os gêneros estudados. O maior desenvolvimento geral foi observado em Phyllostominae, confirmando descrições anteriores (Forman, 1972 e 1973; Forman *et al.*, 1979). Entretanto, há um ligeiro estreitamento desta camada no ápice do fundo cego, e ao longo da pequena curvatura,

conforme também indicado para *Phyllostomus discolor* (Forman, 1972) e para várias espécies de *Micronycteris* (Forman *et al.*, 1979).

Em Glossophaginae, Carolliinae e Stenodermatinae a camada muscular mostrou-se mais desenvolvida no fundo cego, continuando-se ao longo da grande curvatura e nas regiões tubulares do estômago. Em Stenodermatinae esta espessura se apresenta ainda maior, confirmando os dados de Forman (1972) e Forman *et al.* (1979). O desenvolvimento maior da camada muscular no lado da grande curvatura e nas porções tubulares do estômago pode provavelmente ser resultantes de uma adaptação em resposta ao suporte de massa; que se faz necessário nesta região mais basal do estômago. Isto, dada a acomodação de grandes volumes de alimento, que sabidamente é retido no estômago destas formas que se alimentam predominantemente ou exclusivamente de material vegetal. No piloro, o maior desenvolvimento da camada muscular também deve contribuir para aumentar a capacidade de suporte, na medida em que - quanto maior o volume de alimento acumulado - maior será a sua massa e a conseqüente pressão exercida nesta porção terminal para a sua saída. Tal pressão se torna agravada quando a força da gravidade é considerada. Uma característica que deve ter uma participação importante para maximizar este processo de retenção pode estar associada à curvatura da porção terminal do estômago, já que nesses filostomídeos esta se apresenta dirigida em sentido anterior, sobre a curvatura menor.

CAMADA SUBMUCOSA

A delgada submucosa em todos os Phyllostomidae estudados é formada por tecido conjuntivo frouxo, contendo: fibras colágenas e elásticas; vasos sangüíneos e linfáticos; nódulos linfóides ocasionais e infiltrações linfocitárias; gânglios do plexo nervoso submucoso, porém raros; e, em alguns gêneros, grandes acúmulos de células adiposas. Tal

disposição também fora caracterizado por Rouk e Glass (1970), Forman (1972), Agrawal e Gupta (1982), Rozensztranch e Apfel (submetido).

A vascularização da submucosa é caracterizada como extremamente abundante particularmente entre os Desmodontinae, representando uma via anatômica para a rápida absorção de água e a subsequente excreção pelos rins, conforme sugerido por Wimsatt e Guerriere (1962). Observações similares foram destacadas por Rouk e Glass (1970), Forman (1972) e Forman *et al.* (1979).

Nos Stenodermatinae a quantidade de tecido adiposo unilocular na submucosa é variável, sobretudo no fundo cego e na região pilórica. Esta condição é extremada em *Uroderma*, *Artibeus* e *Platyrrhinus*; e inversamente escassa em *Sturnira*. Forman (1973) destacou sua presença em *Artibeus phaeotis*, porém para a maioria dos Stenodermatinae examinados pelo autor este tecido adiposo foi diagnosticado como ausente: *Sturnira ludovici*, *Uroderma bilobatum*, *Centurio senex*, *Chiroderma villosum*, *Vampyrodes caraccioli* e *Vampyressa pusilla*. Forman (1972) e Forman *et al.* (1979) não tecem comentários sobre o desenvolvimento deste tecido nos Stenodermatinae examinados.

CAMADA MUCOSA

Toda a mucosa gástrica dos Phyllostomidae apresenta a mesma conformação estrutural encontrada em mamíferos, ou seja: um epitélio de revestimento, uma lâmina própria de tecido conjuntivo e uma delgada muscular da mucosa. Toda a superfície interna se apresenta revestida por um epitélio cilíndrico simples muco-secretor, formando depressões microscópicas, as fossetas gástricas, com glândulas tubulares simples, predominantemente às ramificadas, que se abrem na base dessas fossetas. Devido às características peculiares das glândulas, pode-se distinguir nitidamente as três regiões da

mucosa: cárdica, fúndica e pilórica. Esta mesma disposição é encontrada nos mamíferos, inclusive no homem (George *et al.* 1998 e Junqueira e Carneiro, 2004).

Região Cárdica / JEG

Uma zona estreita, de glândulas cárdicas principalmente produtoras de muco é encontrada na JEG. Esta condição é comum a todos os Phyllostomidae, com exceção dos Desmodontinae, nos quais estas glândulas se encontram ausentes ou indistintas das glândulas pilóricas. Entre os Desmodontinae, a aproximação da região cárdica com a pilórica pode exercer alguma influência na visualização das glândulas cárdicas, embora Rouk e Glass (1970), Forman (1972) e Forman *et al.* (1979) enfatizaram sua ausência completa em *Desmodus rotundus*. Concordamos com estes autores e consideramos esta condição particular a todos os Desmodontinae.

Região Pilórica / JGD

Uma ampla zona de glândulas pilóricas, constituídas também principalmente por células produtoras de muco, está localizada nas proximidades da JGD em todos os gêneros estudados, concordando assim com a literatura corrente: Rouk e Glass (1970), Forman (1972 e 1973) Rouk (1973), Formam *et al.* (1979), Agrawal e Gupta (1982) e Rozensztranch e Apfel (submetido).

Região Fúndica

A mucosa fúndica compreende a área da mucosa gástrica mais especializada morfológicamente e, conseqüentemente, de maior importância fisiológica em morcegos. As glândulas fúndicas ocupam a maior área da superfície interna da mucosa, incluindo as

regiões do fundo cego e do corpo, sendo caracterizadas pela presença de células mucosas, células parietais, células principais e algumas células enteroendócrinas. Esta organização também é comum a outros morcegos (Rouk e Glass, 1970; Forman, 1972 e 1973; Rouk, 1973; Forman *et al.*, 1979; Agrawal e Gupta, 1982 e Rozensztranch e Apfel (submetido)), bem como a mamíferos em geral (George *et al.* 1998 e Junqueira e Carneiro, 2004).

Uma zona de transição de extensão extremamente variável é encontrada entre a mucosa da região fúndica e da região pilórica. Esta área de transição em morcegos foi primeiramente destacada por Forman (1972). Os resultados aqui formalizados para Glossophaginae e Carolliinae apresentam esta transição ampliada, quando comparada com a extensão assinalada para os Phyllostominae, Desmodontinae, e principalmente, para os Stenodermatinae (a zona de transição é quase imperceptível). Como inferido por Forman (1972) o estreitamento da zona de transição parece estar relacionado a um avanço proximal relativamente extenso das glândulas pilóricas para o interior do corpo do estômago, visto que nos estômagos dos quirópteros com porção terminal mais curta - a zona de transição revela-se mais extensa, e o inverso é recíproco. Estudos mais detalhados enfocando principalmente a relação entre transição pilo-fúndica e piloro devam ser realizados.

Mucosa Gástrica

A profundidade da mucosa gástrica variou ligeiramente dentro do estômago dos Phyllostomidae, sendo a mais profunda geralmente àquela encontrada na região fúndica. Entretanto, na região do fundo cego a mucosa apresenta-se mais delgada e comparável a profundidade observada nas regiões cárdica e pilórica. As glândulas cárdicas, porém, apresentaram um desenvolvimento maior que as pilóricas.

A mucosa gástrica de um modo geral é extremamente estreita nos gêneros de Desmodontinae, nos quais as glândulas pilóricas apresentam-se mais alongadas que as glândulas fúndicas. Este estreitamento da mucosa é acompanhado por uma redução geral na quantidade dos constituintes celulares das glândulas, principalmente entre os hematófagos. Segundo as observações de Rouk e Glass (1970), Forman (1972), Forman *et al.* (1979) e Agrawal e Gupta (1982), a profundidade da mucosa gástrica variou entre 100 a 600 μm , sendo que o tamanho médio de 200 a 250 μm foi em geral medido na mucosa fúndica. Entretanto, segundo os mesmos autores, as glândulas fúndicas de *Desmodus* apresentam somente 50 a 75 μm de profundidade, esses valores que enfatizam uma menor profundidade, são condizentes com as características aqui salientadas. Estes autores teorizam que nenhuma relação deva provavelmente existir entre a profundidade da mucosa e a eficiência digestiva, visto que mesmo com um conteúdo reduzido de células nas glândulas das regiões menos profundas há um aumento compensatório em outras áreas. A quantificação estereológica do conteúdo celular deve ser realizada no intuito de corroborar ou refutar tais assertivas.

Glândulas Gástricas

As glândulas gástricas dos gêneros de Desmodontinae diferem das demais encontradas nas outras subfamílias de Phyllostomidae, apresentando-se extremamente rasas e com uma grande redução de seus constituintes celulares. Por toda a mucosa fúndica de Desmodontinae as glândulas se apresentam principalmente constituídas por células mucosas com ocasionais células parietais e principais intercaladas. Concordamos assim com os trabalhos prévios de Grassé (1955), Rouk e Glass (1970), Forman (1972) e Forman *et al.* (1979). A substancial redução dos constituintes celulares em Desmodontinae reforça a hipótese aqui ventilada de que o sangue ingerido efetivamente não requer grandes

demandas energéticas para a digestão. Isto, provavelmente, devido ao fato do sangue conter os nutrientes sob a forma de partículas já dissolvidas e, portanto, de fácil assimilação. As principais modificações estão relacionadas ao acúmulo de grandes volumes de alimento, daí a necessidade de um estômago extremamente alongado.

Com exceção dos Desmodontinae, as glândulas gástricas de todos os outros Phyllostomidae apresentaram algum grau de variação intergenérico e principalmente entre as subfamílias, no tocante a proporção e a localização das células mucosas, células parietais, células principais e células enteroendócrinas, particularmente ao longo das glândulas fúndicas.

Glândulas Cárdicas

Nas glândulas cárdicas o tipo celular predominante são as células mucosas, com algumas células parietais entremeadas, como encontrado em Glossophaginae e Stenodermatinae; enquanto em Phyllostominae e Carolliinae estas glândulas também apresentam algumas células principais em sua base. Rouk e Glass (1970) descreveram essas glândulas constituídas exclusivamente por células mucosas em espécies insetívoras, *Tadarida*, *Myotis* e *Antrozous*, e numa nectarívora, *Leptonycteris*. Forman (1972) somente caracterizou a morfologia (tamanho, forma geral, forma e a localização do núcleo) das células encontradas nas glândulas cárdicas, porém não as nomeando efetivamente. A expectativa é que a sua maioria trata-se de células mucosas, devido às características apresentadas. Na maior parte das espécies estudadas o autor destaca somente este tipo celular supracitado, com nos insetívoros *Rhynconycteris* (Emballonuridae), *Pteronotus*, *Natalus*, *Plecotus* e *Molossus*; no onívoro *Phyllostomus*; nos frugívoros *Sturnira* e *Artibeus* e nos piscívoros *Noctilio* e *Pizonyx* (= *Myotis*). Entretanto, em *Glossophaga* (nectarívoro) e

Carollia (frugívoro) o autor destacou também algumas poucas células parietais intercaladas. Forman (1973) acrescentou, conforme já citado, outros quirópteros neste estudo comparando-os com seus dados prévios de 1972, entretanto faz poucas inferências à cerca das glândulas cárdicas, caracterizando-as como exclusivamente mucosas. Forman *et al.* (1979) generalizaram para todos os Phyllostomatidae (=Phyllostomidae) que as glândulas cárdicas, bem como as pilóricas, apresentaram-se constituídas por células produtoras de muco. Bhide (1979) além de observar células mucosas notou a presença de algumas células principais na base dessas glândulas no insetívoro *Miniopterus*. Agrawal e Gupta (1982) destacaram a disposição das glândulas cárdicas para o insetívoro *Rhinopoma* de maneira semelhante as aqui delineadas para *Mimon*, a exceção das células principais que estavam ausentes. Rozensztranch e Apfel (submetido) também destacaram no insetívoro *Molossus* a constituição destas glândulas exclusivamente por células mucosas. A organização das glândulas cárdicas em Megachiroptera é similar aos supracitados Microchiroptera, sendo basicamente constituídas por células mucosas, conforme destacados por (Kamiya e Pirlot, 1975; Okon, 1977; Bhide, 1980 e Tedman e Hall, 1985).

Devido as glândulas cárdicas serem primariamente constituídas por células mucosas, a interpretação funcional de que a secreção mucosa exerça um papel funcional primário de lubrificação da entrada do bolo alimentar para o estômago, como citado por Kolb (1954), parece ser bastante razoável. Adicionalmente, à lubrificação do bolo alimentar, a secreção mucosa dessas células em conjunto com o muco produzido pelas cilíndricas do revestimento gástrico deva principalmente exercer um papel de proteção da parede do órgão contra a sua autodigestão. Kolb (1954) já havia inferido que em morcegos insetívoros provavelmente essas glândulas devam atuar como uma fonte lubrificante do estômago. Bhide (1979) re-enfatezou a importância dessas glândulas como lubrificante gástrico. A presença associada de algumas poucas células parietais e principais nessas

glândulas em algumas espécies não deve interferir na fisiologia principal desta região gástrica.

Glândulas Fúndicas

As glândulas fúndicas apresentam como tipo celular predominante às células parietais e principais, apesar de, em alguns representantes, encontrarmos também numerosas células mucosas do colo. As células parietais são freqüentes no istmo e colo das glândulas, ao passo que as principais estão situadas predominantemente em sua base. Em Glossophaginae e Phyllostominae encontra-se tal disposição acima, principalmente no fundo cego; entretanto, a quantidade de células principais é mais escassa entre os Glossophaginae. Esta subfamília também apresenta um maior número de células mucosas em suas glândulas nesta área. Já no fundo cego de Phyllostominae é assinalado algumas células mucosas no colo e na base de suas glândulas. Em *Carollia* observam-se numerosas células mucosas do colo entremeadas às células parietais, e distribuídas por todo o estômago. As células mucosas, à medida que se aproximam da região pilórica, passam a ocupar a base e as parietais permanecem no istmo e colo, enquanto as células principais desaparecem. As células principais em Carolliinae se mantêm restritas à base das glândulas somente no fundo cego. Entre os Stenodermatinae, *Sturnira* apresenta uma distribuição similar à de *Carollia*, porém o número de células principais é maior e não somente restrito ao fundo cego. Já *Artibeus*, *Uroderma* e *Platyrrhinus* apresentam em suas glândulas uma predominância de células parietais (istmo e colo) e principais (base), com raras células mucosas do colo em suas glândulas fúndicas.

Nossas observações para os gêneros de Glossophaginae, Phyllostominae, *Carollia* e *Sturnira* se assemelharam àquelas de Rouk e Glass (1970), que destacaram a

predominância de células principais às parietais nas formas insetívoras, e a condição inversa no nectarívoro. Os autores observam para a maior extensão da mucosa dos insetívoros *Tadarida*, *Myotis* e *Antrozous* uma distribuição celular muito parecida com as verificada aqui para Phyllostominae, *Carollia* e *Sturnira*. Entretanto, nestes dois últimos gêneros as células parietais tiveram um ligeiro aumento numérico, enquanto que na transição pilo-fúndica desaparecem as células principais. Condição semelhante à observada em Glossophaginae. Segundo a descrição de Rouk e Glass (1970) para as glândulas fúndicas do nectarívoro *Leptonycteris*, esta se apresentou equivalente a de nossos Glossophaginae, ocorrendo predominância de células parietais e escassez de principais. Nossas descrições para a distribuição dos tipos celulares nas glândulas fúndicas dos gêneros *Phyllostomus*, *Glossophaga*, *Carollia*, *Sturnira* e *Artibeus* se apresenta similar às descrições de Forman (1972). Este autor declarou a não existência de padrões de correspondência claramente definidos entre a abundância de células parietais e principais e os hábitos alimentares desses morcegos. Muito embora, o autor houvesse sugerido que a possibilidade da abundância de células parietais, ou ainda de outros tipos celulares, estar relacionada ao tempo de passagem do alimento pelo estômago e, conseqüentemente, ao tempo de exposição do mesmo à digestão. O não reconhecimento dos padrões descritos por Forman (1972) deva estar provavelmente relacionado a uma questão de amostragem. Apesar do autor ter lidado com uma ampla amostragem, a maioria dos taxa representava na verdade um único indivíduo da referida espécie, que por sua vez era exclusivamente utilizada para representar a dada subfamília ou família. Em termos proporcionais, nossos dados concordam com Forman (1973), entretanto, este não descreveu a localização destes tipos celulares ao longo das glândulas. Os únicos destaque salientados relaciona que nos morcegos insetívoros (*Saccopteryx*, *Tonatia* e *Micronycteris*), piscívoro (*Noctilio*) e carnívoro (*Chrotopterus*), as células parietais, mucosas do colo e principais estão

extensamente distribuídas pelas glândulas, enquanto que nos frugívoros (*Artibeus*, *Centurio*, *Uroderma*, *Vampyroides*, *Vampyressa* e *Sturnira*) as células parietais são mais numerosas que as principais. As células parietais são também o tipo predominante entre os Megachiroptera frugívoros, que apresentam igualmente células principais restritas a base de suas glândulas, similares observações foram feitas por Kamiya e Pirlot (1975), Bhide (1980) e Tedman e Hall (1985). Forman *et al.* (1979) destacaram que todos os Phyllostomatidae (=Phyllostomidae) apresentam as glândulas fúndicas constituídas por células parietais, principais e mucosas. Todavia, os autores não detalham a disposição destas ao longo das glândulas. Bhide (1979) e Agrawal e Gupta (1982), contrariamente a Rouk e Glass (1970), destacaram a existência de uma maior quantidade geral de células parietais em relação às principais, além da presença de células mucosas nas glândulas fúndicas dos insetívoros *Miniopterus* e *Rhinopoma*. Rozensztranch e Apfel (submetido) notaram no insetívoro *Molossus* uma condição similar de predominância de células parietais, além da presença ocasional de células mucosas entremeadas as parietais, embora no fundo cego os autores descrevem um predomínio de células principais, característica similar é aqui assinalada para o insetívoro *Mimon*. Na distribuição dos diferentes tipos celulares ao longo das glândulas fúndicas, nossos dados para os gêneros *Phyllostomus*, *Carollia* e *Artibeus* concordam com as descrições de Phillips *et al.* (1984). As características das glândulas fúndicas de Phyllostominae, principalmente *Phyllostomus* e *Chrotopterus*, são similares as descritas por Studholme *et al.* (1986) para *Trachops* (carnívoro) (Phyllostominae). Neste mesmo trabalho os autores destacaram em *Chiroderma* (*C. trinitatum* e *C. villosum*) uma peculiaridade em relação aos outros Stenodermatinae previamente estudados por Forman *et al.* (1979), ou seja, uma distribuição não usual de células principais muito mais numerosas (75%) que as parietais, condição singular entre os frugívoros.

Fisiologicamente, o maior abundância de células principais às parietais e mucosas entre os insetívoros, onívoros, carnívoros e piscívoros, provavelmente representam adaptações relativas a uma dieta mais rica em proteínas. Enquanto que, entre os nectarívoros e principalmente os frugívoros, as células parietais se destacaram como as mais numerosas, o que reflete uma dieta mais pobre em proteínas nestes herbívoros. O grande número de células parietais associadas ao maior desenvolvimento sacular do estômago, particularmente observado entre os morcegos frugívoros, endossa de maneira ainda mais clara a relação positiva entre os grandes acúmulos temporários de alimentos de origem vegetal. Devido a isso, é provável que o aumento da secreção de HCl deva ser necessária para contrabalançar a menor exposição deste tipo de alimento de difícil digestão às secreções gástricas. A diminuição no número de células principais nestas espécies enfatiza o baixo teor protéico no material vegetal, visto que das enzimas produzidas por estas células a pepsina se destaca por sua ação proteolítica.

Na região de transição pilo-fúndica dos Glossophaginae e Carolliinae, nota-se a presença de numerosas células mucosas na base de suas glândulas entremeadas a eventuais células parietais, que constituíram o tipo celular predominante dessas glândulas. Similar distribuição também se encontra presente nos Phyllostominae, embora esta região de transição seja menos extensa. Esta disposição foi também encontrada por Rouk e Glass (1970) em *Leptonycteris* (Glossophaginae) e Forman (1972) em *Glossophaga*, *Carollia* e *Phyllostomus*.

Glândulas Pilóricas

Nas glândulas pilóricas as células mucosas constituíram o tipo celular predominante nos Phyllostomidae, entretanto, entre os Glossophaginae, Phyllostominae e

Stenodermatinae eventuais células parietais também foram observadas. Similares observações foram feitas por Rouk e Glass (1970), Forman (1972 e 1973), Bhide (1979), Agrawal e Gupta (1982), Rozensztranch e Apfel (submetido) para alguns Phyllostomidae, bem como para representantes de outras famílias de Microchiroptera. Kamiya e Pirlot (1975), Bhide (1980) e Tedman e Hall (1985) destacaram igual composição para alguns Megachiroptera.

As descrições acima sugerem a existência de uma relação direta entre a morfologia gástrica e as estratégias de forrageamento desses morcegos, havendo modificações morfológicas que podem representar padrões específicos e adaptações ao hábito alimentar nas diversas formas estudadas.

MORFOLOGIA MICROSCÓPICA – HISTOQUÍMICA

Ácido Periódico-Reativo de Schiff (PAS)

A reação positiva ao PAS, destacada pela coloração magenta a vermelho-grená demonstra a abundância de glicoproteínas neutras e indica uma visão geral da quantidade de muco dentro ou na superfície das células da mucosa gástrica e duodenal (JGD).

Na maioria dos Phyllostomidae todo o epitélio superficial e das criptas apresenta reação fortemente positiva ao PAS, com exceção da fraca positividade observada entre os Desmodontinae, principalmente em *Diaemus*. Entre os Phyllostominae as criptas da região cárdica e as do fundo cego apresentam-se mais profundas e coincidentemente com uma maior positividade. Nesta região bem como na transição pilo-fúndica, observam-se células mucosas do colo com reação PAS-moderada. Similares observações foram feitas por Forman (1971a e 1972), Forman *et al.* (1979), Bhide (1979 e 1980), Rozensztranch e Apfel (submetido) para várias espécies de morcegos, bem como para o homem e vários outros

mamíferos (camundongo, rato, hamster, gerbo, cobaia, coelho, cão, gato, macaco *Rhesus*, babuíno) conforme apresentado por Sheahan e Jervis (1976).

As células parietais apresentaram leves traços de positividade somente nos gêneros de Stenodermatinae. Características semelhantes foram observadas por Forman (1972). Bhide (1979 e 1980) notou também uma fraca positividade ao PAS nas células parietais do morcego insetívoro *Miniopterus* e do frugívoro *Rousettus*. Sheahan e Jervis (1976) demonstram que dentre os 11 mamíferos estudados somente nos primatas não-humanos as células parietais apresentaram reação PAS-positiva. Os traços de positividade ao PAS nas células parietais, nos levam a crer na remota possibilidade, postulada por Forman (1972), de que essas células possam assumir também uma função muco-secretora, devido a escassez deste tipo de secreção em suas glândulas. Esta hipótese nos ocorreu particularmente em razão do predomínio de células parietais em suas glândulas, bem como da menor produção de muco pela superfície da mucosa, visto que suas criptas apresentam-se mais curtas entre todos os Phyllostomidae estudados. Uma outra razão possível pode estar relacionada com a produção de fator antianêmico intrínseco, que é considerada uma glicoproteína e é sabidamente produzida pelas células parietais. Os traços de positividade ao PAS apresentado por essas células em Stenodermatinae podem ser atribuídos, a presença de grandes quantidades de glicoproteínas do fator antianêmico. Caso esta hipótese seja válida, a presença deste fator em grande escala, talvez sugira uma elevada absorção de vitamina B12 pelo intestino nesses frugívoros. Estudos bioquímicos sobre este particular tipo celular podem vir a ser fonte de respostas para corroborar ou refutar essas inferências.

Em *Carollia* e *Sturnira* observam-se numerosas células mucosas do colo PAS-positivas por todo o estômago. Forman (1972) faz observações semelhantes para estes dois gêneros, incluindo *Artibeus*, embora tenha considerado essas reações fracamente positivas.

Sublinha-se que nenhuma evidência dessas células foi observada em *Artibeus*. Nos Glossophaginae células mucosas PAS-positivas são observadas na base das glândulas gástricas da transição pilo-fúndica e na grande curvatura. Estas se apresentam mais numerosas em *Glossophaga* do que em *Anoura*. Distribuição idêntica foi descrita por Forman (1972) para *Glossophaga*. As células mucosas das glândulas cárdicas se apresentam PAS-positivas e bem desenvolvidas em *Sturnira*, *Carollia* e menos em *Glossophaga*.

A reação ao PAS na região pilórica apresenta uma intensa positividade nas suas longas criptas e uma moderada positividade em suas glândulas, característica comum a todos os Phyllostomidae, com exceção dos gêneros de Desmodontinae as quais se apresentam PAS-negativas. Em *Sturnira* as glândulas pilóricas destacam-se pelo seu grande desenvolvimento e intensa positividade ao PAS. Nossos resultados encontram-se em concordância com as descrições de Forman (1972), Bhide (1979 e 1980) e Rozensztranch e Apfel (submetido). A presença de glicoproteínas neutras produzidas na região pilórica sugere que estas devam atuar como um tipo de lubrificante protetor, prevenindo a ulceração da mucosa. Uma outra possível função foi sugerida por Mathis (1928b) e enfatizada por Bhide (1979), que relaciona essas glicoproteínas a uma possível ação enzimática sobre a mucosa gastroduodenal. Estes autores acrescentaram que a mesma positividade observada nas glândulas de Brünner pode estar relacionada a este mesmo propósito.

Alcian Blue pH 2,5 (AB)

A reação positiva ao AB (pH2,5) demonstra a presença de proteoglicanas ácidas, contendo glicosaminoglicanas carboxiladas e sulfatadas. Esta se apresenta moderada nas

células do epitélio superficial e das criptas gástricas entre todos os Phyllostomidae, a única exceção de *Phyllostomus* no qual esta se apresenta negativa. Entretanto, entre os gêneros de Stenodermatinae e Carolliinae a reação a esta técnica apresenta-se intensificada. Rouk e Glass (1970) descreveram reação positiva ao AB para esta mesma área gástrica nos morcegos insetívoros, nectarívoro e hematófago estudados, embora os autores não tenham especificado qual o pH da solução corante utilizada. Baseado no teor de suas descrições acreditamos que devam tê-la usado no pH2,5, já que é o pH freqüentemente utilizado em rotina por este método histoquímico. Devido a isto, podemos considerar seus resultados similares aos nossos para os morcegos de hábitos alimentares semelhantes, entretanto, a reação aqui observada se apresenta moderada. Bhide (1979) descreve a reação AB-moderada para as células superficiais e das criptas no insetívoro *Miniopterus*, uma condição semelhante foi aqui observada para o insetívoro *Mimon*. Bhide (1980) faz referência a reação AB-positiva na superfície e criptas para o frugívoro *Rousettus*, a aplicação desta técnica também resultou aqui em positividade para os frugívoros. Rozensztranch e Apfel (submetido) observaram positividade ao AB no epitélio superficial e nas criptas das regiões cárdica e fúndica do estômago no insetívoro *Molossus*, entretanto na região pilórica os autores descrevem apenas traços de positividade, seus dados se assemelham aos aqui formalizados para *Mimon*. Sheahan e Jervis (1976) destacaram igualmente positividade ao AB em algumas regiões do estômago em mamíferos não-quirópteros, como na região cárdica do camundongo e do rato, e neste último a positividade estendeu-se também ao corpo (fundo). Em cobaia, coelho, gato, cão, macaco *Rhesus* e babuíno os autores salientaram somente traços de positividade na região cárdica, embora nos três últimos a positividade se estendeu a toda superfície gástrica, e com maior intensidade entre os primatas.

Forman (1971b) empregou a reação ao ferro coloidal de Hale (Mowry, 1963) para demonstração de proteoglicanas ácidas com indicação da presença de carboidratos complexos ricos em grupos carboxilas, similares resultados que são demonstrados pela técnica do AB aqui utilizada. Com esta técnica, Forman descreveu as diferenças histoquímicas do muco produzido pelas células da superfície gástrica em vários morcegos. Entre os Phyllostomidae o autor encontra reação positiva para os gêneros: *Carollia*, *Sturnira*, *Artibeus*, *Chiroderma*, *Uroderma*, *Vampyressa* e *Vampyrops* (frugívoros); e negativa em: *Chrotopterus* (carnívoro); *Micronycteris* e *Tonatia* (insetívoros); *Phyllostomus* (onívoro); *Anoura*, *Choeroniscus*, *Glossophaga* e *Lichonycteris* (nectarívoros); *Centurio* (frugívoro) e *Desmodus* (hematófago). Nossos resultados são semelhantes aos de Forman, entretanto, a moderada positividade observada nos gêneros considerados negativos por Forman, sugere provavelmente uma diminuição, mas não a total ausência, de proteoglicanas ácidas. Estas podem aqui estar traduzidas pela presença de grupos fosfatados e não carboxilados, como são especificamente destacados pela reação ao ferro coloidal. A reação mais consistente de nosso estudo foi notada entre os frugívoros, fato também reconhecido por Forman (1971b).

As glândulas cárdicas apresentam células mucosas AB-positivas em Phyllostominae, Glossophaginae, Carollinae, *Artibeus* e *Sturnira* (Stenodermatinae). Forman *et al.* (1979) reconhecem características similares as aqui observadas entre os Phyllostomatidae, a exceção de *Centurio* e *Desmodus*. Rouk e Glass (1970) descreveram reação positiva ao AB para estas mesmas glândulas nos insetívoros *Tadarida*, *Myotis* e *Antrozous* e no nectarívoro *Leptonycteris*, resultados semelhantes foram igualmente observados entre os insetívoros e nectarívoros aqui examinados. Forman (1971a) estudando a histoquímica das glândulas cárdicas em Glossophaginae descreve positividade ao AB em três (*Glossophaga soricina*, *G. commissarisi* e *Anoura geoffroyi*) dentre as cinco

espécies estudadas (*Choeroniscus godmani* e *Lichonycteris obscura*). Forman (1971b) observou positividade nessas glândulas ao ferro coloidal entre os mesmos gêneros por nós estudados, destacando, porém a negatividade em *Desmodus*. Tal fato também foi aqui observado, embora estendido ao gênero *Diaemus*.

Os gêneros *Carollia* e *Sturnira* também apresentam um elevado número de células mucosas AB-positivas na região do istmo e colo das glândulas gástricas por todo o estômago. Nossos dados estão em concordância com as observações de Forman *et al.* (1979). Estes autores salientaram que dentre os Phyllostomidae, a mais ampla e distinta reação para proteoglicanas ácidas no estômago foi observada entre as espécies de Carollinae e Stenodermatinae. Entretanto, como já citado essas inferências se basearam nos resultados sumarizados pela técnica do ferro coloidal. A presença deste tipo de proteoglicana é realmente mais abundante, porém esta não é comum a todos os nossos Stenodermatinae, devido à extrema escassez de células mucosas em suas glândulas. Em Phyllostominae e Glossophaginae observam-se células mucosas AB-positivas na base das glândulas gástricas região de transição pilo-fúndica. Forman *et al.* (1979) apresentam resultados semelhantes, todavia consideram que tal reatividade é raramente notada em espécies não-Stenodermatinae.

Correlação Funcional - PAS x AB

Nossos resultados histoquímicos revelam que a secreção mucosa produzida pelas células epiteliais e das glândulas gástricas entre os Phyllostomidae pode ser diferenciada dependendo da sua natureza química. Este muco pode ser classificado como predominante ou exclusivamente do tipo neutro, conforme destacado pela técnica do PAS; ou apresentar uma característica mais acidificada, constatada pela reação positiva ao AB no pH2,5.

De um modo geral, o tipo predominante de glicoproteínas produzidas pela mucosa é de natureza neutra (reação PAS-positiva). Esta secreção neutra deve atuar como uma fonte de lubrificação e proteção do revestimento superficial (Kent, 1971), visto que esta condição é amplamente distribuída entre os mamíferos de uma forma geral, inclusive no homem (Sheahan e Jervis, 1976). A única exceção a esta regra foi observada entre os Desmodontinae, dentre os quais observa-se uma redução substancial na produção de muco. Podemos relacionar tal fato, provavelmente ao pequeno número de células parietais e principais encontradas em suas glândulas, e não obstante à conseqüente menor demanda da produção de muco para prevenir a autodigestão, além é claro da típica lubrificação, já que a natureza de sua dieta é líquida e, portanto, não-abrasiva. A maior positividade ao PAS foi notada entre os Phyllostominae, particularmente em *Phyllostomus*, relacionada ao grande desenvolvimento da mucosa nesta espécie onívora. Uma outra particularidade deste gênero é a ausência de proteoglicanas ácidas, destacada pela negatividade ao AB, condição ímpar entre os Phyllostomidae estudados. Contudo, não podemos considerar inexistente este tipo de secreção mucosa, visto que há a presença de células mucosas do colo AB-positivas em suas glândulas cárdicas e fúndicas (transição pilo-fúndica), provavelmente compensando a ausência deste tipo de secreção nas áreas mais superficiais da mucosa.

As células mucosas do colo de nectarívoros e de alguns frugívoros apresentam-se mais reativas ao PAS do que àquelas dos carnívoros, onívoros e insetívoros. Tal fato indica uma maior produção de glicoproteínas neutras pela mucosa desses herbívoros, o que enfatiza ainda mais a necessidade de proteção da mucosa, visto o predomínio de células parietais em suas glândulas.

Em relação à presença de proteoglicanas ácidas, não podemos separar as células mucosas do colo pelos tipos de hábitos alimentares. Devido ao fato de que todas reagiram

positivamente ao AB, alterando somente sua localização ao longo das glândulas. Entretanto, um detalhe deve ser considerado, as células mucosas AB-positivas apresentam uma menor distribuição na mucosa quando comparadas as que apresentam reação ao PAS moderada à intensa. A probabilidade de essas células representarem dois grupos distintos não pode ser descartada, este padrão é constatado principalmente nos frugívoros *Carollia* e *Sturnira*.

As glândulas cardíacas na maioria dos Phyllostomidae apresentam reação moderada a intensa ao PAS, bem como positividade ao AB. Esta dupla afinidade histoquímica demonstra que suas secreções apresentam natureza dupla, combinando glicoproteínas neutras e proteoglicanas ácidas. Sua exata função se mantém desconhecida, embora, possa provavelmente representar adaptações para as diferentes preferências alimentares observadas nos morcegos desta família, principalmente quando enfatizamos que esta área na JEG é extremamente pequena quando comparada à toda extensão restante da mucosa gástrica.

A presença de proteoglicanas ácidas (reação AB-positiva) na secreção mucosa produzida pelas células da superfície e das criptas, também foi observada principalmente entre as formas frugívoras. Entretanto, não podemos considerá-las inexistente nos outros filostomídeos, mas sim menos abundantes, visto a reação AB-moderada apresentada por essas células.

Devido às diferenças histoquímicas não podemos caracterizar um padrão de secreção específico para a mucosa gástrica, e sim vários padrões diferenciados por região da mucosa. Estes padrões histoquímicos associados aos vários tipos de dietas são característicos para cada subfamília e gêneros dos Phyllostomidae. Sobretudo, há uma nítida maior produção de glicoproteínas neutras pela mucosa em praticamente todos os

Phyllostomidae, enfatizando sua função lubrificante e protetora da superfície luminal do estômago.

Junção Gastroduodenal

Na JGD ocorreu uma nítida transição da mucosa gástrica para duodenal. Nesta última surgem as vilosidades e criptas de Lieberkühn do intestino delgado típicas dos mamíferos (George *et al.*, 1998). Entretanto, a mucosa apresenta diferentes graus de variação, principalmente relacionados com a forma das vilosidades e a quantidade de células caliciformes distribuídas no epitélio de revestimento.

Vilosidades Intestinais

Três padrões de vilosidades foram observados, a saber: 1) digitiforme em Phyllostominae, Carollinae, Glossophaginae; 2) foliáceo em *Artibeus*, *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae); e 3) piramidal em *Sturnira* (Stenodermatinae) e Desmodontinae.

Os padrões observados apresentam-se compatíveis com as descrições de Mathis (1928a), Schultz (1965), Forman *et al.* (1979), Ishikawa *et al.* (1985), Makanya *et al.* (2001) e Gadelha-Alves (2004). Embora somente os quatro últimos autores tenham especificado com precisão a porção intestinal estudada, acreditamos que os outros autores as tenham visualizado em porções mais distais a JGD. Mathis (1928a) e Schultz (1965) descreveram um formato digitiforme ou em “forma de taco” para *Glossophaga* e *Anoura* (Glossophaginae), de maneira similar às nossas descrições para estes gêneros. Schultz (1965) descreveu a forma das vilosidades com ápice afilado e um arranjo em padrão de interdigitações em *Desmodus* e *Diphylla* (Desmodontinae), concordando assim com nossas

descrições. Forman *et al.* (1979) descreveram o padrão das vilosidades de frugívoros Stenodermatinae como sendo piramidal próximo a JGD e digitiforme na porção mais distal do intestino delgado. Este padrão assemelha-se ao encontrado em *Sturnira* e aos outros Stenodermatinae, pois o padrão foliáceo aqui reconhecido também apresenta como destaque o ápice afilado. Ishikawa *et al.* (1985) descrevem o insetívoro *Myotis* apresentando vilosidades digitiformes por todo o intestino delgado, esta condição é igualmente aqui observada no insetívoro *Mimon*. Gadelha-Alves (2004) descreveu o formato das vilosidades na porção média e distal do intestino delgado nas seguintes espécies: *Phyllostomus hastatus*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Sturnira lilium* e *Desmodus rotundus*. Na porção mais próxima ao duodeno, o autor descreveu que nas três primeiras espécies as vilosidades apresentaram-se digitiformes, enquanto que nas duas últimas piramidais. Nossos dados estão em concordância com descritos por este autor. Os padrões observados em Stenodermatinae e Desmodontinae demonstram um arranjo complexo em rede anastomosada, concordando com as observações de Schultz (1965) e Forman *et al.* (1979). Makanya *et al.* (2001) relataram o megaquióptero frugívoro *Epomophorus wahlbergi* apresentando na parte inicial do intestino delgado vilosidades ramificadas e anastomosadas, de maneira similar às observadas entre os frugívoros aqui estudados.

As células caliciformes em Phyllostominae, Carollinae, Glossophaginae e *Sturnira* (Stenodermatinae) se apresentam muito numerosas, o inverso foi observado nos outros gêneros de Stenodermatinae e em Desmodontinae. Estas células apresentam-se sempre PAS- e AB-positivas, destacando a presença de ambas glicoproteínas neutras e proteoglicanas ácidas, respectivamente. Nossos resultados para a histoquímica dessas células se mostraram similares em todos os morcegos estudados por Forman (1971a e 1972), Forman *et al.* (1979), Gadelha-Alves (2004) e Rozensztranch e Apfel (submetido);

bem como para os vários mamíferos estudados por Sheahan e Jervis (1976). Esta condição considera-se comum a todos os mamíferos, inclusive ao homem (George *et al.*, 1998; Junqueira e Carneiro, 2004).

As células caliciformes estão relacionadas à secreção de muco para lubrificação e proteção do revestimento superficial dos intestinos. Uma outra função atribuída a elas é o tamponamento do conteúdo luminal, principalmente a substâncias ácidas devido sua secreção apresentar um pH alcalino. Entre os Desmodontinae o menor conteúdo de células caliciformes pode enfatizar esta função, visto que como há uma nítida redução dos constituintes celulares em suas glândulas, o quimo produzido provavelmente se apresenta menos acidificado requerendo um menor tamponamento. Já entre os Stenodermatinae a recíproca não é verdadeira, pois como a maioria dos frutos são considerados cítricos, apresentado portanto, uma característica acidificada associada a grande quantidade de células parietais observadas em sua mucosa, torna esta correlação inconsistente entre frugívoros. Maiores estudos relacionando o tipo específico de alimento ingerido e sua constituição nutricional em particular deve auxiliar no entendimento destas peculiaridades morfológicas e suas associações com os processos digestivos.

Glândulas de Brünner (Histologia x Histoquímica)

Nosso estudo revela a presença de glândulas mucosas em ambos os lados do esfíncter pilórico na maioria dos gêneros de Phyllostomidae. Entretanto, somente àquelas encontradas do lado duodenal são classicamente descritas como as glândulas de Brünner.

As glândulas mucosas de Brünner foram visualizadas na maioria dos gêneros de Phyllostomidae, somente em *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae) estão ausentes. As glândulas de Brünner se encontram localizadas na submucosa duodenal e sempre

restrita a uma curta extensão adjacente a JGD. A presença destas glândulas é comum entre os Microchiroptera, salvo a alguns representantes da subfamília Stenodermatinae que serão citados abaixo. Dentre os trabalhos que descreveram sua presença, destacamos: Forman (1972) em todos os 13 táxons estudados; Bhide (1978) em *Taphozous longimanus*, *Megaderma lyra*, *Hipposideros speoris*; Bhide (1979) em *Miniopterus*; Agrawal e Gupta, (1982) em *Rhinopoma*; Ishikawa *et al.* (1985) em *Myotis frater*; Bhati (1992) em *Taphozous perforatus* e *Hipposiderus fulvus*; Rozensztranch e Apfel (submetido) em *Molossus molossus*. Essas glândulas estão presentes entre os Megachiroptera estudados por Okon (1977), Bhide (1978 e 1980) e Tedman e Hall (1985). Embora, Bhide (1978 e 1980) tenha destacado que estas se encontravam igualmente presentes na região pilórica desses quirópteros.

Rouk e Glass (1970) não fizeram menção a presença destas glândulas nas espécies de Microchiroptera estudados. Forman (1971a) destacou sua presença entre os Glossophaginae, caracterizando, porém, como infreqüentes em *Choeroniscus* e *Lichonycteris*, e abundantes em *Glossophaga* e *Anoura*. Forman (1972) acrescentou que em *Sturnira* e *Molossus* estas glândulas foram observadas também no lado pilórico da JGD. Forman (1973) destacou a sua presença em todos os gêneros de Emballonuridae, Noctilionidae e Phyllostominae; e a ausência entre os Stenodermatinae: *Artibeus phaeotis*, *Centurio*, *Chiroderma*, *Uroderma*, *Vampyrodes* e *Vampyressa*; *Sturnira ludovici* foi a única espécie onde a presença é indicada, contudo, não somente restritas ao lado duodenal. Forman *et al.* (1979) notaram a presença das glândulas de Brünner na maioria dos Phyllostomatidae, e acrescentaram outras espécies de Stenodermatinae a lista da ausência dessas glândulas: *Artibeus inopinatus*, *Vampyressa nymphaea* e *Vampyrops helleri*. Rozensztranch e Apfel (submetido) destacaram que em *Molossus molossus*, estas glândulas se mantiveram restritas à submucosa duodenal.

Desde a primeira descrição das glândulas duodenais para o homem, realizada pelo médico suíço J. Brünner em 1686, as glândulas de Brünner passaram a ser foco de vários estudos. Estando presentes em vários Eutheria e consideradas restritas à submucosa duodenal, de onde lançam seus produtos diretamente nas criptas de Lieberkühn e daí para a luz duodenal (Mathis, 1928b; Carleton, 1935; Cooke, 1967).

Entre os morcegos, as glândulas de Brünner tem sido extensivamente estudadas. Entretanto, segundo algumas descrições como as da Forman (1972 e 1973) e Bhide (1978 e 1980) estas foram diagnosticadas também para a região pilórica em algumas espécies. Acreditamos que estas não podem ser consideradas as típicas glândulas de Brünner *sensu strictu*, devido sua descrição original estar restrita a submucosa duodenal. Forman baseou suas descrições nas características histoquímicas observadas, ou seja: ambas apresentaram positividade ao PAS, e negatividade ao AB (pH7,1); contudo em *Sturnira* essas glândulas revelaram somente traços de positividade nesta última técnica. Bhide também notou positividade ao PAS e ao AB (pH2,5) em ambas, porém as glândulas encontradas no duodeno somente apresentaram positividade ao PAS. Provavelmente as glândulas mucosas observadas na região pilórica correspondem ao conjunto das células mucosas comumente encontradas nesta região para os mamíferos de uma maneira geral e não às clássicas glândulas de Brünner. Esta conjectura é embasada na diferença histoquímica da distribuição de proteoglicanas e glicoproteínas celulares observada em algumas espécies, bem como a nítida separação entre essas glândulas pela delgada camada muscular da mucosa. As glândulas pilóricas apresentam moderada positividade ao PAS em suas células mucosas, característica comum a todos os gêneros das subfamílias de Phyllostomidae, exceto aos Desmodontinae (PAS-negativas) e a *Sturnira* (intensamente PAS-positivas). Já as glândulas de Brünner apresentam-se sempre PAS-positivas. Em relação ao AB, as glândulas pilóricas apresentam reação AB-positiva somente em Glossophaginae,

Carolliinae e Stenodermatinae, a uma única exceção de *Artibeus*. Enquanto que as glândulas de Brünner são AB-negativas na maioria dos filostomídeos, exibindo reação positiva ao AB somente em *Carollia* e *Sturnira*. As glândulas pilóricas e de Brünner em *Sturnira* apresentaram características histoquímicas semelhantes reveladas pelas técnicas do PAS e do AB, confirmando a similaridade histoquímica postulada por Forman (1972 e 1973). Entretanto, como esta característica é similar somente a estes dois táxons, não se estendendo a todos os outros Phyllostomidae, não podemos considerar que as glândulas pilóricas nesses gêneros sejam efetivamente glândulas de Brünner como inferido por Forman. Rouk e Glass (1970) notaram a ocorrência de reação AB-positiva entre as glândulas pilóricas nas espécies insetívoras, nectarívora e hematófaga estudadas, não fazendo, contudo nenhuma correlação com as de glândulas de Brünner. Rozensztranch e Apfel (submetido) observaram que tanto as glândulas pilóricas quanto às de Brünner em *Molossus* apresentaram reação de moderada positividade ao PAS e negativa ao AB. Os autores inferiram que mesmo apresentando características histoquímicas semelhantes, ocorreram pequenas alterações quanto ao grau de reatividade de suas células e a extensão de sua distribuição, levando-os a caracterizá-las como duas entidades morfolologicamente distintas.

A positividade ao PAS observada pelas glândulas de Brünner retrata a presença de glicoproteínas neutras, enfatizando assim sua função de neutralização da acidez do quimo quando este passa ao duodeno (Aires, 1999). Entretanto, a ausência dessas glândulas é assinalada para *Uroderma* e *Platyrrhinus*, bem como em vários outros Stenodermatinae frugívoros relatados por Forman (1973) e Forman *et al.* (1979). Esta ausência, de um certo modo, se contrapõe ao papel funcional típico dessas glândulas, visto que nesses stenodermatíneos há um predomínio de células parietais em sua mucosa e, portanto uma elevada secreção de HCl. As glândulas pilóricas bem desenvolvidas com características

histoquímicas semelhantes às glândulas de Brünner devem aparentemente suprir a ausência dessas (Forman *et al.*, 1979). As características aqui descritas para os stenodermatinae concordam com as inferências destes autores.

Picro-Sirius red

O método do Picro-sirius red nos permitiu descrever a organização da trama colágena do tecido conjuntivo da lâmina própria e da submucosa. Na lâmina própria esta trama se apresenta bastante delicada, e entre as glândulas das regiões do fundo cego e pilórica. Nesta trama sob luz polarizada, verifica-se a predominância de colágeno tipo I pouco agregado ou jovem e/ou tipo III. A submucosa apresenta sempre uma maior abundância de colágeno em relação às outras camadas do estômago. O tecido conjuntivo desta camada apresenta fibras colágenas com uma organização pouco densa e fracamente birrefringentes, constatando a presença de colágeno tipo I pouco agregado ou jovem e/ou tipo III. De um modo geral, os gêneros de Phyllostominae, Stenodermatinae e Desmodontinae apresentam uma maior quantidade de fibras colágenas do que os gêneros de Glossophaginae e Carolliinae. E dentre todos os Phyllostomidae, os gêneros da subfamília Phyllostominae se destacam como àqueles com a maior quantidade global de fibras colágenas.

A trama colágena presente entre as camadas musculares, na serosa e na região duodenal também apresenta constituição similar daquela da submucosa. A única exceção que representa uma escassez de colágeno é relatada nas áreas ao redor dos adipócitos, independentemente de sua localização.

Resorcina-Fucsina de Weigert

O método da resorcina-fucsina de Weigert, sem e com a prévia oxidação pela oxona, destaca a presença de delicadas fibras do sistema elástico na lâmina própria próximo à base das glândulas cárdicas e pilóricas. Tal característica é principalmente assinalada entre os Phyllostominae e na maioria dos Stenodermatinae (*Artibeus*, *Platyrrhinus* e *Uroderma*), provavelmente destacando fibras oxitalânicas, pois se apresentam evidentes após prévia oxidação pela oxona.

O maior conteúdo global de fibras do sistema elástico é observado na submucosa, principalmente a do fundo cego; entre as camadas musculares e na serosa de Phyllostominae, Carolliinae e *Artibeus* (Stenodermatinae). Enquanto que entre os Glossophaginae, Desmodontinae e Stenodermatinae estas se mostram mais escassas e delicadas. Entretanto, entre os Stenodermatinae, *Artibeus* e *Platyrrhinus* se destacam pelo grande conteúdo destas fibras no fundo cego. Rouk e Glass (1970) observaram poucas fibras elásticas na submucosa do molossídeo *Tadarida* e do glossofagíneo *Leptonycteris*, e abundantes entre os vespertilionídeos *Myotis* e *Antrozous*. Uma observação que esses autores consideraram inexplicável relaciona-se a aparente ausência dessas fibras em *Desmodus*. E salientaram que como o estômago desse hematófago possui uma grande capacidade de distensão, visto sua atuação como reservatório de sangue, por conseguinte deveria apresentar conteúdo elástico em abundância. Nossos resultados apresentam-se similares aos de Rouk e Glass no tocante aos Glossophaginae e Desmodontinae. Entretanto, as fibras elásticas apesar de escassas e delicadas são reconhecidas entre os Desmodontinae. Associamos a ausência indicada por Rouk e Glass (1970) a técnica de coloração empregada (Aldeído-fucsina de Gomori) que não apresenta uma especificidade entre os tipos de fibras do sistema elástico, como a técnica aqui utilizada. Esta técnica

também é empregada para demonstração de proteoglicanas sulfatadas, células principais da mucosa gástrica e células argentafins. Forman (1972) apesar de ter qualificado brevemente o tipo de tecido conjuntivo da submucosa, este não fez grandes inferências à cerca da distribuição das fibras elásticas. Somente teceu um breve comentário da presença abundante dessas fibras na camada muscular que circunda o fundo cego de *Carollia*, e da rara presença no estômago de *Desmodus*. Agrawal e Gupta (1982) assinalaram a presença de poucas fibras elásticas na submucosa de *Rhinopoma*.

Uma peculiaridade observada em todas os filostomídeos estudados relaciona-se a abundância de fibras elásticas nas túnicas íntima (LEI) e adventícia dos vasos sanguíneos encontrados na submucosa e na serosa, além da escassez dessas fibras nestas áreas onde há acúmulos de tecido adiposo unilocular. Estes dados estão de acordo como os apresentados por Rouk e Glass (1970), que também destacaram a presença de fibras elásticas na parede de vasos, principalmente em *Desmodus*.

Nossas descrições representam o primeiro relato detalhado sobre a distribuição e qualificação do conteúdo colágeno e elástico da matriz extracelular no estômago entre morcegos.

Método de Grimelius

O estudo histoquímico evidenciado pelo método da prata de Grimelius foi realizado com o intuito de mapear a distribuição das células enteroendócrinas na mucosa gástrica e duodenal nos gêneros de Phyllostomidae. Para sua qualificação é necessária a utilização de métodos mais apropriados, como principalmente os imunocitoquímicos ou ainda a microscopia eletrônica (Santos e Zucoloto, 1996). Embora estes tipos celulares recebam várias outras denominações como células argentafins, argirófilas, enterocromafins,

argentófilas entre outros como destacado por Santos e Zucoloto (1996), optamos por considerá-las como células argirófilas, devido à utilização do método de Grimelius (Grimelius, 1968) para sua identificação. Entretanto, resolvemos deixar as denominações originais empregadas pelos pesquisadores em suas descrições, para demonstrarmos a diversidade de sinonímias que são utilizadas para caracterização de tipos celulares semelhantes.

Apesar de alguns dos trabalhos clássicos sobre a morfológica do estômago de morcegos proverem breves comentários sobre a presença das células enteroendócrinas (Rouk e Glass, 1970; Forman, 1972; Bhide, 1979; Agrawal e Gupta, 1982), os que enfocam especificamente sua distribuição na mucosa gástrica são muito escassos. Dentre esses se destacam as descrições de Phillips *et al.* (1984), Yamada *et al.* (1984 e 1988) e Studholme *et al.* (1986). Para vários outros mamíferos a distribuição de células enteroendócrinas é amplamente estudada sob vários aspectos metodológicos diferentes, como podemos citar, por exemplo, em: felinos (Vassallo *et al.*, 1962, Kitamura *et al.*, 1982); carnívoros (Kawano *et al.*, 1983); eqüinos (Kitamura *et al.*, 1984); marsupiais (Krause *et al.*, 1985, Yamada *et al.*, 1987 e 1989, Barbosa *et al.*, 1987 e 1990, Fonseca *et al.*, 1998); bovinos (Kitamura *et al.*, 1985, Kawakita *et al.*, 1990, Baltazar *et al.*, 1998); roedores (Walter, 1986, Agungpriyono *et al.*, 1994, Chey *et al.*, 2003); suínos (Ito *et al.*, 1987, Agungpriyono *et al.*, 2000); insectívoros (Kitamura *et al.*, 1990); cervídeos (Ceccarelli *et al.*, 1995).

De um modo geral as células enteroendócrinas apresentam a morfologia típica descrita para os mamíferos em geral. Destacamos, porém, uma distribuição desigual das células argirófilas (=enteroendócrinas) ao longo da mucosa gástrica e duodenal nas espécies estudadas.

Rouk e Glass (1970) assinalam a presença de raras células argentafins na base das glândulas fúndicas dos insetívoros *Myotis*, *Antrozous* e *Tadarida* e algumas poucas no hematófago *Desmodus*, entretanto estes não especificaram sua presença no nectarívoro *Leptonycteris*. Nossos resultados se apresentam similares para o insetívoro *Mimon* e para os Desmodontinae. Destacamos que além de escassez, relatamos a presença dessas células também no colo das glândulas fúndicas do gênero *Mimon*. Os gêneros nectarívoros apresentam raras células argirófilas na base de suas glândulas gástricas, bem como no colo das glândulas fúndicas entremeadas às células parietais. Contudo, na região de transição pilo-fúndica de *Glossophaga* ocorre um aumento destas entre as células mucosas.

Forman (1972) fez poucas inferências a cerca da presença de células argentafins nas glândulas fúndicas das 13 espécies de morcegos estudados, caracterizando-as como raras ou não observadas na maioria delas. Contudo assinalou que o onívoro *Phyllostomus discolor* foi a única espécie a apresentar abundância destas células na base de suas glândulas. A escassez ou ausência observada por este autor deve-se aos métodos empregados, pois nenhum deles se mostrou específico para detecção de sua. Suas descrições se basearam somente no método de rotina do H-E. De certo modo concordamos com as inferências deste autor, visto que dentre os Phyllostominae, *Phyllostomus* foi o único a apresentar uma ampla distribuição geral de células enteroendócrinas. Neste gênero essas células não estão restritas somente à base das glândulas, sendo também visualizadas na região do colo das glândulas fúndicas, característica que é compartilhada com *Chrotopterus*, só que em menor número. A descrição para essas células em *Glossophaga*, *Carollia* e *Desmodus* são semelhantes às aqui propostas, apesar deste autor tê-las observadas somente na base das glândulas. *Carollia* apresenta células argirófilas também no colo de suas glândulas, principalmente na região cárdica e pilórica. Não podemos comparar sua distribuição entre os gêneros *Artibeus* e *Sturnira* visto que nestes, o autor

citou que estas células não foram observadas, embora as considerou presumivelmente presentes. As evidências indicam que a não visualização dessas células se deveu aos métodos inespecíficos empregados. Os Stenodermatinae aqui examinados apresentam uma distribuição não uniforme de células argirófilas. O maior número global dessas células são encontradas na base das glândulas fúndicas em *Uroderma*, porém com uma diminuição numérica gradual no sentido do piloro. Em *Platyrrhinus* as células argirófilas são consideradas raras em suas glândulas, porém melhores observadas no fundo e no piloro. Nos gêneros *Artibeus* e *Sturnira* observamos poucas dessas células na mucosa, apesar de ser notado um aumento numérico destas nas glândulas pilóricas. De um modo geral todos os Stenodermatinae apresentam poucas células argirófilas na base das glândulas fúndicas, a única exceção foi observada em *Uroderma*.

Bhide (1979) destacou entre as típicas células da mucosa gástrica de *Miniopterus*, um tipo singular de células, nomeando-a como célula intersticial. Entretanto o próprio autor se questiona sobre a hipótese destas serem na realidade células enteroendócrinas, apesar da presença abundante desse tipo celular. Suas observações se mostraram duvidosas e questionáveis, pois este não empregou uma técnica específica para detecção das células enteroendócrinas. Assim, não podemos comparar seus dados com os nossos.

Agrawal e Gupta (1982) caracterizaram as células enteroendócrinas no morcego insetívoro *Rhinopoma* como sendo as menores células das glândulas gástricas. Além de destacarem sua escassez e a restrição a base das glândulas fúndicas. Em termos de quantidade nossos dados são comparáveis com os deste autor para *Mimon*, porém a quanto a sua distribuição as células argirófilas não estão restritas somente à base, sendo também observadas no colo das glândulas fúndicas.

Phillips *et al.* (1984) destacaram 6 tipos diferentes de células enteroendócrinas distribuídas ao longo da mucosa gástrica entre espécies de Mormoopidae e Phyllostomidae. Os autores as caracterizaram em *Pteronotus*, *Phyllostomus* e *Carollia* como restritas ao terço basal das glândulas entre as células principais e parietais; enquanto que em *Artibeus* estas foram encontradas também entre as células parietais no colo das glândulas, logo abaixo das células do revestimento superficial das criptas. Conforme já salientado, o intuito aqui não foi o de qualificar as células argirófilas como apresentado por Phillips e seus colaboradores. Ressalva-se, contudo que a distribuição descrita pelos autores para *Phyllostomus* e *Carollia* apresenta similaridades às aqui propostas para os mesmos gêneros. Entretanto, essas células foram observadas também na região do colo de suas glândulas, como enfocado por estes autores para *Artibeus*. A distribuição das células enteroendócrinas relatada por esses autores para *Artibeus* destacaram sua presença em grande número no colo e base, somente das glândulas fúndicas. Esta condição não é corroborada por nossas observações para o gênero. Uma distribuição similar em termos de quantidade dessas células foi observada somente na base das glândulas fúndicas de *Uroderma*, um outro Stenodermatinae.

Yamada *et al.* (1984) descreveram a presença das células gastro-entero-pancreáticas (=enteroendócrinas) em *Desmodus*. Os autores destacaram 4 tipos diferentes dessas células que se apresentaram moderadas em número no fundo cego e nas glândulas de Brünner, porém abundantes na região pilórica. Concordamos com os dados desses autores principalmente no que se referem à região pilórica e as glândulas de Brünner, onde encontramos algumas dessas células.

Studholme *et al.* (1986) destacaram a MET a presença de células enteroendócrinas na mucosa fúndica de *Trachops* e *Chiroderma*. Em *Trachops* os dois tipos de células

observados (A e D) se mostraram abundantes entre as células principais e parietais, próximo à base (A) ou na base (D) das glândulas. Enquanto que em *Chiroderma* todos os quatro tipos encontrados (A, EC_n, D₁, e G) se apresentaram igualmente numerosos e sempre localizados na base das glândulas entre as células principais. Apesar de não qualificarmos as células enteroendócrinas, o padrão de distribuição dessas células em *Trachops* é similar ao de *Phyllostomus*, enquanto que a de *Chiroderma* se apresentou similar ao de *Uroderma*.

Yamada *et al.* (1988) caracterizaram a presença de 5 tipos de células enteroendócrinas no estômago dos insetívoros *Pipistrellus abramus* e *Plecotus auritus*. Os autores destacaram um grande número dessas células em suas glândulas cárdicas e fúndicas, bem como um pequeno número entre as células mucosas das glândulas de Brünner. Nossos dados se opuseram em termos proporcionais no único insetívoro estudado.

Na mucosa duodenal na JGD, poucas células argirófilas são observadas nas criptas de Lieberkühn de Phyllostominae, enquanto que nas outras subfamílias, além das criptas estas também foram visualizadas entre as células do revestimento epitelial das vilosidades, sobretudo entre os gêneros de Stenodermatinae. Os trabalhos que enfocam a distribuição dessas células na mucosa intestinal de morcegos utilizam sempre regiões mais distais do tubo para sua caracterização, inviabilizando, portanto comparações mais específicas. Em *Anoura*, *Glossophaga*, *Artibeus*, *Sturnira* e *Desmodus*, algumas células argirófilas são observadas nas glândulas de Brünner, condição pouco explorada em morcegos.

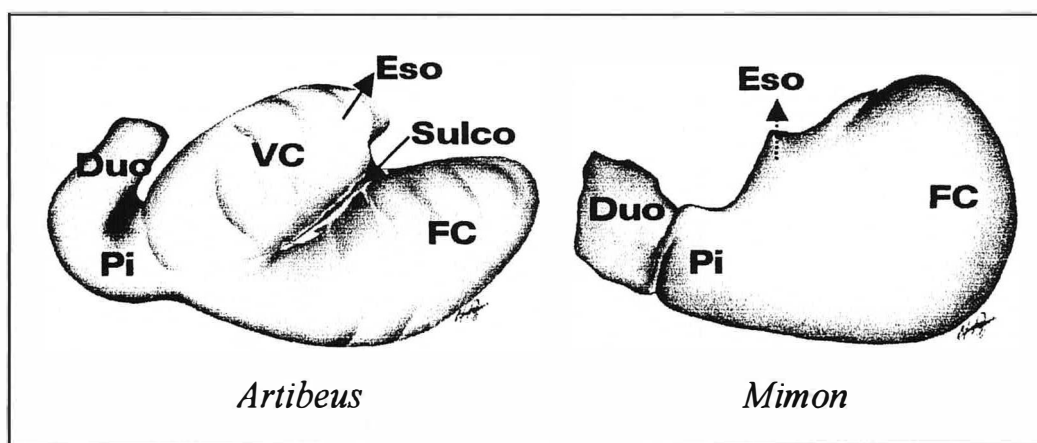
POTENCIAL FILOGENÉTICO

Como detalhado anteriormente, a radiação adaptativa dos morcegos filostomídeos é única entre os vertebrados qualificando o grupo como um modelo excepcional para estudos evolutivos. As transformações que marcaram a história evolutiva da família estão em grande parte relacionadas com estratégias de forrageamento. A partir da premissa que parte dessas estratégias devam estar refletidas na morfologia do trato digestório, o presente estudo trás a si o compromisso de promover uma nova síntese das variações estruturais macro e microscópicas do estômago e da junção gastroduodenal.

Nesta tese, a leitura filogenética dessas variações se limita a uma primeiríssima avaliação de potencial, exemplificando para cada nível focal de análise — informações de cunho histórico ou homologias primárias passíveis de serem formalizadas (Pinna, 1991).

Três planos focais de organização são reconhecidos para o estômago: Macro (Estereoscópico), Micro I (1-40x) e Micro II (400x). A partir destes planos foram formuladas hipóteses de homologias primárias para indicar apenas o potencial do quadro de variações observadas em cada um desses três planos.

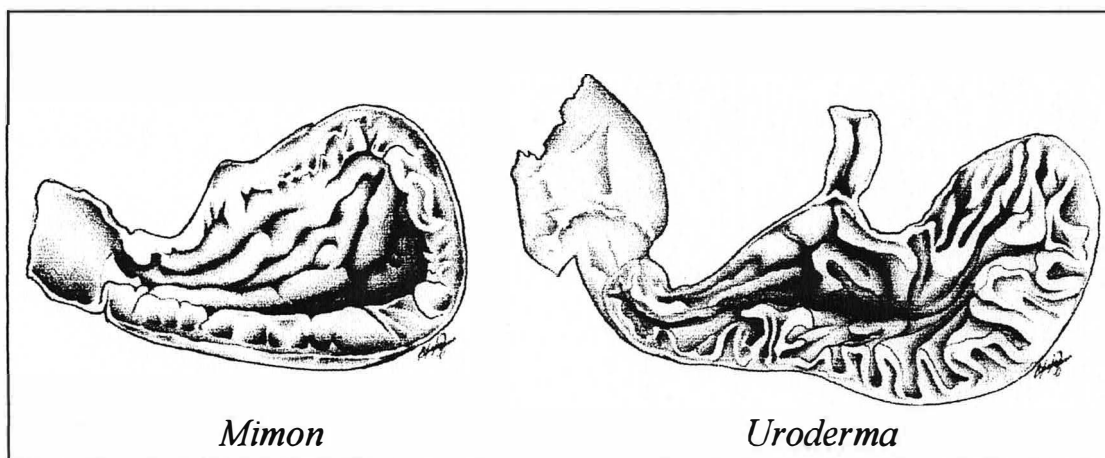
MACRO (Estereoscópico): Os planos de organização macro do estômago variam de acordo com a forma do estômago, grau de compartimentalização, nível de desenvolvimento de cada uma das porções e a posição relativa entre elas. Dentre esses podemos citar os seguintes exemplos:



1. Compartimentalização do corpo do estômago por meio de uma faixa muscular interna correspondente a um sulco externo, que resulta na formação de um vestibulo cárdico separado do fundo cego: a) presente; b) ausente.

2. Angulação piloro-duodenal em relação ao plano médio do corpo, de aproximadamente: a) fechada, tendendo a 90° e b) aberta, tendendo a 120° .

MICRO I (1-40x) – Padrões da superfície interna: Os padrões de desenvolvimento da superfície interna do estômago (pregas), incluindo tamanho, configuração e distribuição espacial podem variar de acordo com orientação e/ou a região do estômago. Exemplos:

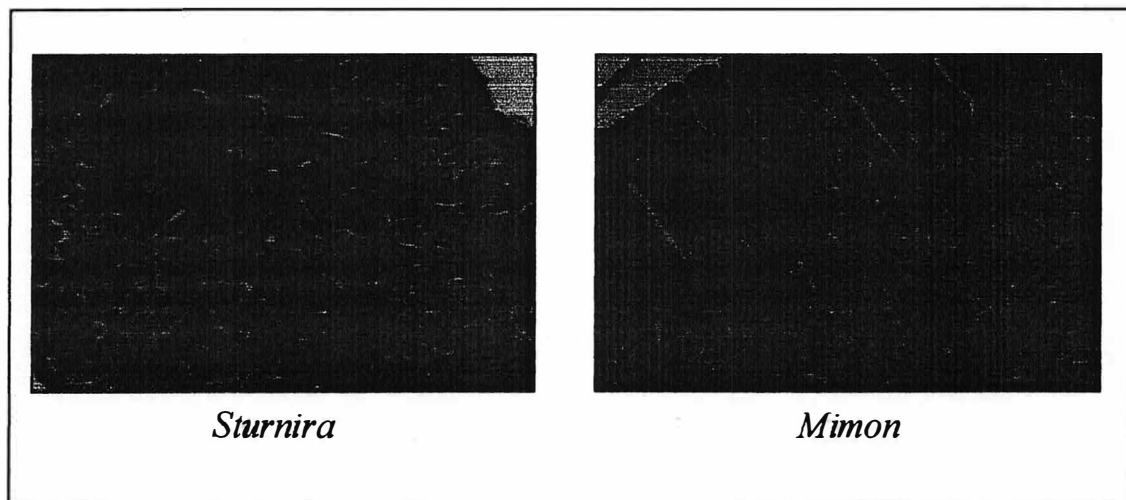


1. Padrão de distribuição das pregas na região fúndica do estômago: a) pregas paralelas estendendo-se ao longo da curvatura menor (sentido esquerdo-direito), da região cárdica até a pilórica; b) pregas apresentando um padrão desordenado em “zig-zag”.

2. Distribuição das pregas no fundo cego: a) padrão aproximadamente em paralelo ao longo do eixo antero-posterior; b) desordenado.

MICRO II (400x): Padrões morfológicos referentes à distribuição, forma e frequência relativa dos tipos celulares encontrados na mucosa gástrica podem variar de acordo com a posição que os mesmos ocupam nas glândulas (istmo, colo e base), que por sua vez podem variar de acordo com a região histológica (cárdica, fúndica e pilórica).

Exemplos:



1. Células produtoras de glicoproteínas neutras (PAS-positivas) no colo das glândulas fúndicas: a) ausentes; b) presentes.

2. Presença de glândulas de Brünner na junção gastroduodenal: a) presente; b) ausente.

Na verdade já dispomos de um conjunto mais expressivo de séries de transformação formuladas para a morfologia do estômago dos filostomídeos, entretanto essas formulações são ainda consideradas preliminares. Neste sentido, entre os desdobramentos futuros deste trabalho, que compreenderão o leque de publicações derivadas desta tese, constará uma apreciação cladística da evolução do estômago na Família Phyllostomidae. Assim, espera-se dar um passo além do alcançado por Wetterer *et al.* (2000), quando apenas um caráter, dentre os 150 formulados, representa o espectro de variação recuperável da morfologia do estômago desses morcegos.

Cabe sublinhar, que o resultado de uma procura exaustiva por séries de transformação poderá resultar em um conjunto expressivo de dados, que poderá causar um impacto significativo na consistência e na topologia do cladograma que descreve as relações entre os gêneros de Phyllostomidae.

CONCLUSÕES

6. CONCLUSÕES

- Os morcegos da Família Phyllostomidae apresentam grandes transformações e adaptações na morfologia do estômago relacionadas aos hábitos alimentares.
- A partir dos padrões morfológicos reconhecidos, cinco macro-categorias do estômago dos Phyllostomidae são propostas: Hematófaga, Simples-sacular, Sacular, Intermediária-sacular e Complexa-sacular. Coincidentemente essas categorias reúnem a diversidade compreendida pelas subfamílias propostas pela classificação de Wetterer *et al.* (2000), que por sua vez refletem as principais estratégias de forrageamento conhecidas para os Phyllostomidae.
- Frugívoros e nectarívoros apresentam adaptações do estômago para o aumento do volume interno e conseqüente maior acúmulo de material vegetal, de difícil digestão.
- A maior complexidade morfológica do estômago é observada entre os Stenodermatinae frugívoros, que necessitam consumir grandes quantidades de alimento com reduzido valor protéico.
- O grande alongamento do estômago entre os hematófagos, associado ao extenso pregueamento de sua superfície interna, menor profundidade da mucosa e a grande vascularização da submucosa representam prováveis adaptações para a retenção de grandes volumes de sangue, condição singular entre os Chiroptera.
- Quatro padrões de organização de pregas gástricas são destacados, estando cada padrão relacionado a regiões específicas da superfície interna: 1) padrão longitudinal e paralelo (regiões tubulares); 2) padrão ondulado e paralelo (regiões não-tubulares, como o fundo); 3) padrão complexo e com interdigitações (maior

parte do estômago somente em Stenodermatinae); 4) padrão tortuoso e anastomosado (Desmodontinae).

- O esfíncter cárdico na JEG está ausente em os Phyllostomidae estudados.
- Existem dois tipos básicos de organização estrutural do esfíncter pilórico: o assimétrico, reconhecido entre os Glossophaginae, Carolliinae, Stenodermatinae (exceto *Artibeus*), Phyllostominae (exceto *Mimon*); e o simétrico observado entre os Desmodontinae, *Mimon* e *Artibeus*. Estes padrões devem refletir variações estruturais associadas à dieta.
- Morcegos que consomem material vegetal apresentaram um esfíncter com folhetos valvulares sempre alongados e finos, quando comparados àqueles que se alimentam de matéria animal, que são freqüentemente mais espessos.
- Um vestíbulo cárdico desenvolvido permitindo um ganho de área interna é observado somente entre morcegos herbívoros, e principalmente entre os frugívoros.
- Uma prega muscular desenvolvida, separando o fundo cego do vestíbulo cárdico resultando, portanto, numa compartimentalização luminal é notada somente entre os Stenodermatinae.
- A camada muscular circular interna no fundo cego e ao longo de parte da grande curvatura apresenta uma organização em feixes entremeados por tecido conjuntivo em todas as espécies estudadas, muito embora variações no seu grau de desenvolvimento são detectadas. Esta organização provavelmente promove um aumento gradual da capacidade de armazenamento do estômago, fato concordante com a freqüência particular entre as espécies frugívoras.
- A camada muscular longitudinal externa se apresenta como a mais delgada por todo o estômago para todos os Phyllostomidae.

- As glândulas cárdicas e pilóricas são principalmente produtoras de muco, condição comum a todos os Phyllostomidae.
- As glândulas cárdicas estão ausentes em Desmodontinae.
- A mucosa fúndica apresenta glândulas com variados tipos celulares: células mucosas, células parietais, células principais e algumas células enteroendócrinas.
- Uma zona de transição extensa é observada entre a mucosa da região fúndica e da região pilórica entre os Glossophaginae e Carollinae, quando comparada com a extensão assinalada para os Phyllostominae, Desmodontinae, e principalmente, para os Stenodermatinae, nos quais esta é quase imperceptível.
- As glândulas fúndicas dos Desmodontinae diferem daquelas encontradas nas outras subfamílias de Phyllostomidae, em relação a sua baixa profundidade e número reduzido de seus constituintes celulares. Estas são constituídas principalmente por células mucosas com ocasionais, células parietais e principais intercaladas.
- Existe a predominância de células principais em relação as parietais nas formas insetívoras, onívoras e carnívoras.
- Entre os herbívoros (nectarívoros e frugívoros) há o predomínio de células parietais.
- Os resultados histoquímicos revelam que a secreção mucosa produzida pelas células epiteliais e pelas glândulas gástricas pode ser diferenciada. O tipo predominante de glicoproteínas produzida pela mucosa é de natureza neutra (reação PAS-positiva).
- As diferenças histoquímicas pelo PAS e AB não caracterizaram um padrão de secreção específico para a mucosa gástrica, e sim vários padrões diferenciados por regiões da mucosa. Estes padrões histoquímicos associados aos vários tipos de dietas são característicos para cada subfamília e gêneros de Phyllostomidae. Há

uma nítida produção maior de glicoproteínas neutras pela mucosa em praticamente todos os Phyllostomidae.

- As glândulas cárdicas na maioria dos Phyllostomidae apresentam reação moderada a intensa ao PAS, bem como positividade ao AB.
- As glândulas pilóricas e cárdicas apresentam reação AB-positiva somente em Glossophaginae, Carolliinae e Stenodermatinae, à exceção de *Artibeus*.
- Três padrões de vilosidades foram observados na JGD: 1) digitiforme em Phyllostominae, Carolliinae, Glossophaginae; 2) foliáceo em *Artibeus*, *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae); e 3) piramidal em *Sturnira* (Stenodermatinae) e Desmodontinae.
- As células caliciformes em Phyllostominae, Carolliinae, Glossophaginae e *Sturnira* (Stenodermatinae) são muito numerosas quando comparadas com as observadas nos outros gêneros de Stenodermatinae e em Desmodontinae.
- Há a presença de glândulas de Brünner na maioria dos gêneros de Phyllostomidae, somente em *Uroderma* e *Platyrrhinus* (Stenodermatinae) estas estão ausentes.
- As glândulas de Brünner se apresentam PAS-positivas em todos os Phyllostomidae.
- As glândulas de Brünner são AB-negativas na maioria dos filostomídeos, exibindo reação positiva ao AB somente em *Carollia* e *Sturnira*.
- Os Phyllostominae, Stenodermatinae e Desmodontinae apresentam uma maior quantidade de fibras colágenas do que os Glossophaginae e Carolliinae. E os Phyllostominae se destacam como aqueles com a maior quantidade global de fibras colágenas.
- A trama colágena encontrada na submucosa apresenta uma maior quantidade de fibras em relação às outras camadas do estômago e com uma organização pouco densa e fracamente birrefringente, destacando a presença de colágeno tipo I pouco

agregado ou jovem ou ainda a presença do colágeno do tipo III. A trama colágena presente entre as camadas musculares, na serosa e na região duodenal também apresenta constituição similar à encontrada na submucosa.

- As fibras do sistema elástico se mostraram delicadas na lâmina própria na proximidade da base das glândulas cárdicas e pilóricas.
- O maior conteúdo global de fibras do sistema elástico é observado na submucosa, principalmente a do fundo cego, entre as camadas musculares e na serosa.
- Fibras elásticas delicadas e escassas são reconhecidas entre os Desmodontinae.
- O mapeamento das células enteroendócrinas na mucosa gástrica e duodenal nos gêneros de Phyllostomidae aponta para uma distribuição desigual das células argirófilas ao longo da mucosa gástrica e duodenal.
- Perspectivas de desdobramentos do universo comparativo pertinente a morfologia do estômago da família Phyllostomidae deverá seguir uma estratégia de aumento do número amostral das espécies examinadas, inclusão de novos gêneros das subfamílias consideradas e das duas subfamílias da América Central não consideradas nesta tese.
- As informações morfológicas reunidas apresentam grande potencial de serem traduzidas em termos de séries de transformação biológica e, portanto, de vir a resultar em significativas contribuições para a reconstrução histórico-evolutiva da família Phyllostomidae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal KA, Gupta BB. 1982. The gastric morphology and histology of an insectivorous bat - *Rhinopoma kinneari*. *Lynx (Praha)*, 21: 5-14.
- Agungpriyono S, MacDonald AA, Leus KYG, Kitamura N, Adnyane IKM, Goodall GP, Hondo E, Yamada J. 2000. Immunohistochemical study on the distribution of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the babirusa, *Babyrousa babyrussa* (Suidae). *Anat Histol Embryol*, 29: 173-178.
- Agungpriyono S, Yamada J, Kitamura N, Yamamoto Y, Said N, Sigit K, Yamashita T. 1994. Immunohistochemical study of the distribution of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the lesser mouse deer (*Tragulus javanicus*). *Acta Anat*, 151: 232-238.
- Aires MM. 1999. Fisiologia. 2ed. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 934pp.
- Allen GM. 1939. Bats. Harvard Univ Press, Cambridge, Massachusetts. 368pp.
- Andrew W, Hickman CP. 1974. Histology of the Vertebrates - a comparative text. The C. V. Mosby Company, Saint Louis. 439pp.
- Andrew W. 1959. Textbook of comparative histology. Oxford Univ. Press, New York. 625 pp.
- Bailey FP, Copenhaver WM, Bunge RP, Bunge BM. 1973. Histologia. Ed. Edgard Blucher, São Paulo. 612pp.
- Baitinger VF *et al.* 1991. Morphology of the cardia and pylorus in Chiroptera. *Arkh Anat Gistol Embriol*, 100(3): 65-69.

- Baker RJ. 1967. Karyotypes of bats of the family Phyllostomidae and their taxonomic implications. *Southwest Nat*, 12: 407-428.
- Baker RJ. 1970. The role of karyotypes in phylogenetic studies of bats. p. 303-312. In: Slaughter BH, Walton WD, eds, *About bats*. Southern Methodist Univ Press, Dallas.
- Baker RJ, Honeycutt RL, Arnold V, Sarich M, Genoways HH. 1981. Electrophoretic and immunological studies on the relationship of the Brachyphyllinae and the Glossophaginae. *J Mammal*, 62: 665-672.
- Baltazar ET, Kitamura N, Hondo E, Yamada J, Maala CP, Simborio LT. 1998. Immunohistochemical study of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the Philippine carabao (*Bubalus bubalis*). *Anat Histol Embryol*, 27: 407-411.
- Bancroft JD, Stevens A. 1996. *Theory and practice of histological techniques*. New York, Churchill Livingstone, 766pp.
- Bancroft JD, Cook HC. 1994. *Manual of histological techniques and their diagnostic application*. New York, Churchill Livingstone. 457pp.
- Barbosa AJA, Nogueira JC, Penna FJ, Polak JM. 1987. Distribution of enteroglucagon- and polypeptide YY-immunoreactive cells in the gastrointestinal tract of the white-belly opossum (*Didelphis albiventris*). *Histochemistry*, 88: 37-40.
- Barbosa AJA, Nogueira JC, Redins CA, Nogueira AMMF, Van Noorden S, Polak JM. 1990. Histochemical and ultrastructural studies on the enterochromaffin-like cell in the gastric mucosa of the opossum *Didelphis albiventris* (Marsupialia). *Cell Tissue Res*, 262: 425-430.
- Bhati US. 1992. A note on the Brunner's glands of two insectivorous bats. *Mammalia* 56(2): 295-296.

- Bhide SA. 1978. Brunner's glands in some Indian bats. *Curr Sci*, 47(16): 571-573.
- Bhide SA. 1979. Observations on the anatomy, histology and histochemistry of the stomach of the vespertilionid bat *Miniopterus schreibersii* (Kuhl). *Proc Indian Acad Sci*, 88b: 1-12.
- Bhide SA. 1980. Observations on the stomach of the Indian fruit bat, *Rousettus leschenaulti* (Demarest). *Mammalia*, 44(4): 571-579.
- Brünner JC. 1686. De Glandulis in intestino duodeno hominis detectis. *Novarum glandularum intestinalium descriptio*, 1695.
- Buffon GL, Daubenton LJ-M. 1760. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du cabinet du Roi*. Vol. VIII. 138p. L'Imprimerie Royale (15 vols.), Paris.
- Carleton A. 1935. Distribution of Brünner's glands in the Duodenum of Mammals. *Proc Zool Soc London*, 91: 385-391.
- Ceccarelli P, Pedini V, Gargiulo AM. 1995. The endocrine cells in the gastro-enteric tract of the adult fallow deer (*Dama dama* L.). *Anat Histol Embryol*, 24: 171-174.
- Chey WY, Chang CH, Pan H-J, Chang C, Kim B-M, Park I-S, Chang T-M. 2003. Evidence on the presence of secretin cells in the gastric antral and oxyntic mucosa. *Regulatory Peptides*, 111: 183-190.
- Cooke AR. 1967. The glands of Brünner. p. 1087-1095. In: Code CF (ed). *Handbook of Physiology*, Section 6 – Secretion. Am Physiol Soc, Washington, DC.
- Cuvier G. 1805. *Organes de la digestion. Lecons d'anatomie comparee*. Paris, vol. 4.
- Daniel L. 1976. Feeding by the short-tail bat (*Mystacina tuberculata*) on fruit and possibly nectar. *New Zealand J Zool*, 3: 391-398.

- Delafield J. 1885. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und für mikroskopische Technick. (ii), 228.
- De Pinna M. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- Eisentraut M. 1950. Die Ernährung der Fledermausen (Microchiroptera). *Zool Jahrb Jena*, 79: 114-177.
- Emmons LH. 1991. Frugivory in treeshrews - (Tupaia). *Am Nat*, 138: 642-649.
- Fenton MB, Thomas DH, Sasseen R. 1981. *Nycteris grandis* (Nycteridae): an african carnivorous bat. *J Zool*, 194: 461-456.
- Ferrarezzi H, Gimenez EA. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *J Comp Biol*, 1(3/4): 75-94.
- Fischer H. 1909. Über funktionelle Anspssugen am Fledermausmagen. *Arch Ges Physiol*, 129: 113-137.
- Fonseca CC, Nogueira JC, Barbosa AJA. 1998. Ultrastructural pattern of glucagon producing-cells in the gastric mucosa of the developing opossum *Didelphis albiventris* (Marsupilalia). *Ann Anat*, 180: 477-480.
- Forman GL, Phillips AJ, Rouk CS. 1979. Alimentary tract. p. 205-227. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, eds. *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*. Part III. Spec Publ Mus, Texas Tech Univ, 16: 1-441.
- Forman GL. 1971a. Gastric morphology in selected mormoopid and glossophagine bats as revealed to systematic problems. *Trans Illinois Acad Sci*, 64: 273-282.
- Forman GL. 1971b. Histochemical differences in gastric mucus of bats. *J Mammal*, 52: 191-193.

- Forman GL. 1972. Comparative morphological and histochemical studies of stomachs of selected American bats. *Univ Kansas Sci Bull*, 49: 591-729.
- Forman GL. 1973. Studies of gastric morphology in North American Chiroptera (Emballonuridae, Noctilionidae, and Phyllostomatidae). *J Mammal*, 54: 909-923.
- Foster MS. 1978. Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. *J Trop Ecol*, 19: 131-154.
- Gadelha-Alves R. 2004. Histomorfologia comparada do tubo digestório (intestinos) de morcegos da família Phyllostomidae (Microchiroptera): relação ecomorfológica do aparelho com os hábitos alimentares. Dissertação (Mestrado em Morfologia), Univ. do Est. do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 111pp.
- Gardner AL. 1977. Feeding habits. p. 293-350. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, eds. *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part II. Spec Publ Mus, Texas Tech Univ*, 13: 1-364.
- Gartner LP, Hiatt JL. 1999. *Tratado de Histologia em cores*. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 426pp.
- George LL, Alves CER e Castro RRL. 1998. *Histologia Comparada*. 2ed. Ed. Roca, São Paulo. 286 pp.
- Gimenez EA, Ferrarezzi H, Taddei VA. 1996. Lingual morphology and cladistic analysis of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *J Comp Biol*, 1(1/2): 41-64.
- Gimenez EA. 1993. Morfologia lingual comparada, filogenia e evolução dos hábitos alimentares na superfamília Phyllostomoidea (Mammalia: Chiroptera). Dissertação (Mestrado), Univ. Est. Paulista, Botucatu, 170pp.

- Gimenez EA. 1998. Análise cladística e sistemática da família Phyllostomidae e outros Noctilionoidea (Mammalia: Chiroptera). Tese (Doutorado), Univ. Est. Paulista, Botucatu, 168pp.
- Grassé PP. 1955. Traité de Zoologie. Mammifères. Masson et Cié, Paris. 17:1758-1804.
- Greenhall AM. 1988. Feeding Behavior, p. 111-131. In: Greenhall AM, Schmidt U, eds, Natural History of Vampire Bats. CRC Press, Florida.
- Griffiths TA. 1982. Systematics of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae), based on the morphology of the hyoid and lingual regions. Am Mus Novitates, 2742: 1-45.
- Grimelius L. 1968. A silver nitrate stain for α -cells in human pancreatic islets. Acta Soc Med Ups, 73: 243-270.
- Harlow HJ e Braun EJ. 1997. Gastric Na^+ K^+ ATPase activity and intestinal urea hydrolysis of the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. Comp Biochem Physiol, 118A: 665-669.
- Hart LA. 1971. Structure of gastric mucosa as related to feeding habits in selected species of New World bats. Unpubl Ph.D dissertation, Virginia Polytechnic Inst and St Univ, 65 pp.
- Hib J. 2003. Histologia. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 513pp.
- Hildebrand M. 1995. Análise da estrutura dos Vertebrados. Ed. Atheneu, São Paulo. 700pp.
- Hill JE, Smith JD. 1984. Bats: a natural history. Univ Texas Press, Austin.

- Horst R. 1969. Observations on the structure and function of the kidney of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. In: Hoff CC e Riedesel ML (eds). *Physiological Systems in Semiarid Environments*. Albuquerque, NM: Univesity of New Mexico Press, 73 pp.
- Howe HF e Estabrook GF. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am Nat*, 111: 817-832.
- Hsu TC, Baker RJ, Utakoji T. 1968. The multiple sex chromosome system of American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Cytogenetics*, 7: 27-38.
- Hutson AM, Mickleburgh SP, Racey PA. 2001. *Microchiropteran Bats: Global Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Chiroptera specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Huxley TH. 1865. On the structure of the stomach in *Desmodus rufus*. *Proc Zool Soc London*, pp. 386-390.
- Ishikawa K, Matoba M, Tanaka H e Ono K. 1985. Anatomical study of the intestine of the insect-feeder bat, *Myotis frater kaguae*. *J Anat*, 142: 141-150
- Ito H, Yamada J, Yamashita T, Hashimoto Y, Kudo N. 1987. An immunohistochemical study on the distribution of endocrine cells in gastrointestinal tract of the pig. *Jpn J Vet Sci*, 49: 105-114.
- Ito S, Winchester 1963. The fine structure of the gastric mucosa in the bat. *J Cell Biol*, 16: 541-577.
- Jeuniaux C. 1961. Chitinase: na addition to the list of hydrolases in the digestive tract of vertebrates. *Nature*, 192(4798): 135-136.
- Junqueira LC, Carneiro J. 2004. *Histologia Básica – texto e atlas*. 10ed. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 488pp.

- Junqueira LC, Bignolas G, Brentani R. 1979. Picro sirius stainig plus polarization microscopy, a specific method for collagen detection in tissue sections. *Histochem J*, 11: 447-455.
- Junqueira LC, Cossermelli W, Brentani R. 1978. Differential staining of collagens type I, II and III by sirius red and polarization microscopy, *Arch Histol Jpn*, 41: 267-274.
- Kamiya T, Pirlot P. 1975. Comparative gastric morphology of Old-World bats. 1. In light microscopy. *J Mammal Soc Jap*, 6: 145-154.
- Kamiya T, Pirlot P, Matsubara T. 1979. A note on the stomach of the vampire bat *Desmodus rotundus*. *Acta Anat Nippon*, 54: 92.
- Kawakita S, Takatsuki K, Tsukada M, Yoneda M, Takano T, Kawakubo A, Nagura H. 1990. Localization of chromogranin A-immunoreactive in bovine gastrointestinal endocrine cells with special reference to Grimelius Silver Stain. *Endocrinol Jpn*, 37: 299-308.
- Kawano H, Yamashita T, Yamada J, Kitamura N. 1983. A light microscopic study of the gastro-entero-pancreatic endocrine cells of mink (*Mustela vison*). *Arch Histol Jp*, 46: 559-573.
- Keegan DJ, Mödinger R. 1979. Microvilli of the intestinal mucosal cells of the *Rousettus aegyptiacus*. *S Afr J Zool*, 14: 220-223.
- Kent PW. 1971. Biosynthesis of intestinal glycoproteins in animals and man. *Gut*, 12: 417.
- Kessel RG. 2001. *Histologia Médica Básica: A Biologia das Células, Tecidos e Órgãos*. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 511pp.

- Kitamura N, Yamada J, Calingasan NY, Yamashita T. 1984. Immunocytochemical distribution of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the horse. *Equine Vet J*, 16: 103-107.
- Kitamura N, Yamada J, Calingasan NY, Yamashita T. 1985. Histologic and immunocytochemical study of the endocrine cells in the gastrointestinal tract of the cow and calf. *Am J Vet Res*, 46: 1381-1386.
- Kitamura N, Yamada J, Watanabe T, Yamashita T. 1990. An immunohistochemical study on the distribution of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the musk shrew, *Suncus murinus*. *Histol Histopathol*, 5: 83-88.
- Kitamura N, Yamada J, Yamashita T, Yanaihara N. 1982. Endocrine cells in the gastrointestinal tract of the cat. *Biomed Res*, 3: 612-622.
- Kitchener DJ, Gunnell A, Maharadatunkamsi. 1990. Aspects of the feeding biology of the fruit bats (Pteropodidae) on Lombok Island, Nusa Tenggara, Indonesia. *Mammalia*, 54(4): 561-578.
- Kolb A. 1954. Biological Beobachtungen an Fledermausen. *Saugetierkundl Mitt*, 2: 15-26.
- Koopman KF, Jones Jr. JK. 1970. Classification of bats. In: Slaughter BH, Walton DW, eds. A chiropteran biology symposium. Dallas: Southern Methodist Univ. Press, 22-28.
- Koopman KF. 1970. Zoogeography of bats. In: Slaughter BH, Walton DW, eds. A chiropteran biology symposium. Dallas: Southern Methodist Univ. Press, 29-50.
- Koopman KF. 1976. Zoogeography. p. 39-47. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, eds. Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I. *Spec Publ Mus, Texas Tech Univ*, 10: 1-218.
- Koopman KF. 1984. A synopsis of the families of bats - Part VII. *Bat Res news*, 15: 3-4.

- Koopman KF. 1988. Systematics and distribution, p. 7-18. In: Greenhal AM, Schmidt U, eds. Natural history of vampire bats. Florida CRC Press.
- Koopman KF. 1993. Order Chiroptera, p. 137-241. In: Wilson DE, Reeder DM, eds. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference - 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Koopman KF. 1994. Chiroptera: systematics. Handb. der Zool., vol 7, p.60, Mammalia. 1-217p.
- Kovtun MF, Zhukova NF. 1994. Feeding and digestion intensity in chiropterans of different trophic groups. Folia Zoologica, 43(4): 377-386.
- Krause WJ, Yamada J, Cutts JH. 1985. Quantitative distribution of enteroendocrine cells in the gastrointestinal tract of the adult opossum, *Didelphis virginiana*. J Anat, 140: 591-605.
- Langley JN. 1880-82. On the histology of the mammalian gastric glands, and the relation of pepsin to the granules of the chief cells. J Physiol, 3: 269-291.
- Leeson TS, Leeson CR. 1970. Histologia. 2ªed. Ed. Atheneu, São Paulo. 521pp.
- Madkour GA, Hammouda EM, Ibrahim JG. 1982. Histology of the alimentary tract of two common Egyptian bats. Ann Zool (Agra), 19: 53-73.
- Madkour GA. 1976. Gross anatomy of the alimentary canal of Egyptian bats. Lynx (Prague), 18: 59-72.
- Makanya NA. 1997. The morphology of the intestine of the entomophagous longfingered bat, *Miniopterus inflatus*: mucosal topography and possible landmarks. Acta Biol. Hung, 48: 15-27.

- Makanya NA, Maina JN. 1994. The morphology of the intestine of the insectivorous horseshoe bat (*Rhinolophus hildebrandti*, Peters): a scanning electron and light microscopic study. *African J of Ecology*, 32(2): 158-168.
- Makanya AN, Maina JN, Mayhew TM, Tschanz SA, Burri P.H. 1997. A stereological comparison of villous and microvillous surfaces in small intestines of frugivorous and entomophagous bats: species inter-individual and craniocaudal differences. *J Exp Biol*, 200: 2415-2423.
- Makanya NA, Self TJ, Warui CN e Mwangi DK. 2001. Gut morphology and morphometry in the Epulette Wahlberg's fruit bat (*Epomorphus wahlbergi*, Sundevall, 1846). *Acta Biol Hungarica*, 52: 75-89.
- Marshall AG. 1983. Bats, flowers and fruit: evolutionary relationships in the Old World. *Biol J Linnean Soc*, 20: 115-135.
- Martuscelli P. 1995. Avian predation by the round-eared bat (*Tonatia bidens*, Phyllostomidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *J Trop Ecol*, 11: 461-464.
- Mathis J. 1928a. Beitrag zur Kenntnis des Fledermausdarmes. *Z Mik Anat Forsch*, 12: 594-674.
- Mathis J. 1928b. Über die Brunnerschen Drüsen und über Körnchenzellen einiger Fledermäuse. *Anat Anz*, 65: 1-7.
- McFarland W e Wimsatt WA. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the vampire bat. *Comp Biochem Physiol*, 28A: 985-1006.
- McKenna MC, Bell SK. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia Univ, New York.

- McManus JFA. 1946. Histological demonstration of mucin after periodic acid. *Nature*, 158: 202.
- McMillan GL, Churchill EP. 1947. The gross and histological structure of the digestive system of the little brown bat. *Proc South Dakota Acad Sci*, 26: 103-109.
- Meckel JF. 1838. *Anatomie comparée*. Trad. Franç., VIII, 735pp.
- Medellín RA. 1988. Prey of *Chrotopterus auritus*, with notes on feeding behavior. *J Mammal*, 69(4): 841-844.
- Mickleburgh SP, Hutson AM, Racey AP. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36(1): 18-34.
- Mickleburgh SP, Hutson AM, Racey PA. 1992. Old World Fruit Bats. An Action Plan for their Conservation. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Mitchell GC e Tigner JR. 1970. The route of ingested blood in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *J Mammal*, 51: 814-817.
- Moller W. 1932. Das Epithel der Speiserohrenschleimhaut der blutenbesuchenden Fledermaus *Glossophaga soricina* im Vergleich zu insektenfressenden Chiropteren. *Zeit Mikr Anat*, 29: 637-653.
- Montes GS, Krisztan RM, Shigihara KM, Tokoro R, Mourão PAS, Junqueira LC. 1980. Histochemical and morphological characterization of reticular fibers. *Histochemistry*, 65: 131-141.
- Morton D. 1986. The structure of the fundic caecum of the recently fed common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Anat Rec*, 214: 89.

- Morton D, Richards JF. 1981. The flow of excess dietary water through the common vampire bat during feeding. *Comp Bioch Physiol*, 69A: 511-515.
- Mowry RW. 1963. The special values of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. *Ann New York Acad Sci*, 106: 402-423.
- Mutere FA. 1973. On the food of the Egyptian fruit bat *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy. *Period Biol*, 75: 159-162.
- Myrcha A. 1967. Comparative studies on the morphology of the stomach in the Insectivora. *Acta Theriol*, 12: 223-244.
- Nowak RM. 1991. Walker's Mammals of the World - 5 ed, vol. I. The Johns Hopkins Univ Press, Baltimore and London.
- Okon EE. 1977. Functional anatomy of the alimentary canal in the fruit bat *Eidolon helvum* and the insect bat *Tadarida nigeriae*. *Acta Zool (Stockh)*, 58: 83-93.
- Owen RD. 1987. Phylogenetic analysis of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Spec Publ Mus, Texas Tech Univ*, 26: 1-65.
- Owen R. 1868. On the Anatomy of Vertebrates. Mammals vol 3. Longman, Green and Co., London. 915pp.
- Pallas PS. 1767. *Spicilegia Zoologiae*, fasc. III, Lange, Berolini.
- Panks WJ. 1992. *Histologia Veterinária Aplicada*. 2^a ed. Ed Manole, Rio de Janeiro. 438pp.
- Park H, Hall ER. 1951. The gross anatomy of the tongues and stomachs of eight New World bats. *Trans Kansas Acad Sci*, 54:64-72.

- Phillips CJ, Grimes GW, Forman GL. 1977. Oral biology. p. 121-246. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, eds. Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part II. Spec Publ Mus, Texas Tech Univ, 13: 1-364.
- Phillips CJ, Studholme KM, Forman GL. 1984. Results of the Alcoa Foundation Suriname Expeditions. VIII. Comparative ultrastructure of gastric mucosae in four genera of bats (Mammalia: Chiroptera), with comments on gastric evolution. Ann Carnegie Mus, 53: 71-117.
- Richardson KC, Stuebing RB, Normah HK. 1987. Alimentary tract morphology and digesta transit of some Malaysian chiropterans. Indo-Malayan Zool, 4(2): 399-412.
- Robin HA. 1881. Recherches anatomique sur les Mammifères de l'ordre des Chiropteres. Ann Sci Nat Zool, 12: 1-180.
- Rollet A. 1871. Bemerkungen zur Kenntiss der Laddrusen und der Magenschleimhaut. Unters Inst Physiol Hist, Graz.
- Romer AS, Parsons TS. 1985. Anatomia comparada dos vertebrados. Ed Atheneu, São Paulo. 559pp.
- Rouk CS, Glass BP. 1970. Comparative gastric histology of American bats. J Mammal, 51: 455-472.
- Rouk CS. 1968. Comparative gastric histology of selected American bats. Unpubl M.S. thesis, Oklahoma State Univ, 51 pp.
- Rouk CS. 1973. Gastric morphology and adaptive radiation in the Phyllostomatidae. Unpubl. PhD dissert, Texas Tech Univ, Lubbock, 85 pp.

- Rozensztranch AMS e Apfel MIR. (submetido). Histological and histochemical aspects of the gastric and duodenal mucosa of the velvety free-tailed bat *Molossus molossus* Pallas (Chiroptera, Molossidae).
- Saint-Hilaire ÉG. 1810. *Sur les Phyllostomes et les Mégadermes*. Ann du Muséum d'hist nat, XV, 157pp.
- Salles LO. 1996. Rooting ungulates within placental mammals: Late Cretaceous/Paleocene fossil record and upper molars morphological trends. Bull Mus nat d'Hist nat section (C), 2-3: 417-450.
- Santos GC e Zucoloto S. 1996. Células endócrinas gastrointestinais: breve histórico e principais métodos de identificação à microscopia óptica. Arq Gastroenterol, 33: 36-41.
- Sazima I. 1978. Vertebrates as food itens of the woolly false vampire, *Chrotopterus auritus*. J Mammal, 59: 617-618.
- Schiff U. 1866. Eine neue Reihe organischer Diamine. Justus Leibigs Annin Chem, 140: 92.
- Schultz W. 1965. Studien uber den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Ein Beitrag zum Problem der Homolgisierung von abschnitten des Saugetierdams. Ziet Wissenschaft Zool, 171: 241-391.
- Sheahan DG. e Jervis HR. 1976. Comparative histochemistry of gastrointestinal mucosubstances. Am J Anat, 146: 103-132.
- Siebold CT, Stannius H. 1850. Nouveau Manuel d'Anatomie Comparée. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 452pp.
- Simmons NB. 1995. Bat relationships and the origin of flight. Symp zool Soc Lond, 67: 27-43.

- Simmons NB. 1998. A reappraisal of interfamilial relationships of bats. In: T.H. Kunz and P.A. Racey (eds.), *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Smith JD. 1972. Systematics of the Chiropteran family Mormoopidae. *Misc Publ Mus Nat Hist, Univ Kansas*, 56: 1-132.
- Smith JD. 1976. Chiropteran evolution. p. 49-69. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, eds. *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I*. Spec Publ Mus, Texas Tech Univ, 10.
- Start AN, Marshall AG. 1976. Nectarivorous bats as pollinators of trees in west Malaysia, p. 141-150. In: Burley J, Stylers BT, eds, *Tropical Trees, Variation, Breeding and Conservation*. Linnean Soc Symp. no. 2. Academic Press, London.
- Steedman HF. 1950. Alcian blue 8S: a new stain for mucin. *Quarterly J Microsc Sci*, 50: 842-845.
- Stevens CE, Hume ID. 1998. Contributions of microbes in vertebrate gastrointestinal tract to production and conservation of nutrients. *Physiol Rev*, 78(2): 393-427.
- Stucky e McKenna MC. 1993. Mammalia. In: Benton MJ, ed. *The fossil record II*. Chapman & Hall, London, 739-771.
- Studholme KM, Phillips CJ e Forman GL. 1986. Results of the Alcoa Foundation Suriname Expeditions. X. Patterns of cellular divergence and evolution in the gastric mucosa of two genera of phyllostomid bats, *Trachops* and *Chiroderma*. *Ann Carnegie Mus*, 55: 207-235.
- Taddei VA. 1983. Morcegos, algumas considerações sistemáticas e biológicas. Campinas,SP: Bol Tec CATI, 172: 31 p.

- Tedman RA, Hall LS. 1985. The morphology of the gastrointestinal tract and food transit time in the fruit bats *Pteropus alecto* and *P. poliocephalus* (Megachiroptera). *Aust J Zool*, 33: 625-640.
- Thomas DW. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol Zool*, 57: 457-467.
- Vassallo G, Solcia E, Capella C. 1969. Light and electron microscopic identification of several types of endocrine cells in the gastrointestinal mucosa of the cat. *Z Zellforsch*, 98: 333-356.
- Villa RB. 1966. Los murciélagos de México. México, Inst Biol Univ Nat Autón, 491p.
- Walter HJ. 1986. Endocrine cells do not exist in rat Brünner's glands. *Brain Res*, 367: 141-150.
- Weigert C. 1898. Ueber eine Methode zur Färbung elastische Fasern. *Zentralblatt Für Allgemeine Pathologie und Pathologische Anatomie*, 9: 289.
- Wetterer AL, Rockman MV, Simmons NB. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bull Am Mus Nat Hist*, 248: 1-200.
- Wied M. 1826. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. p. 169-298.
- Wilson DE e Reeder DM. 1993. *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference* - 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Wilson DE. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Syst Zool*, 22: 14-29.
- Wimsatt WA. 1969. Transient behavior, nocturnal activity patterns and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions. *J Mammal*, 50: 233-244.

- Wimsatt WA e Guerriere A. 1962. Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. *J Mammal*, 43: 17-27.
- Yamada J, Campos VJ, Kitamura N, Pacheco AC, Yamashita T e Caramaschi U. 1984. Immunocytochemical study of gastro-entero-pancreatic (GEP) endocrine cells in the vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Gegenbaurs Morphol Jahrb*, 130: 845-856.
- Yamada J, Krause WJ, Kitamura N, Yamashita T. 1987. Immunocytochemical demonstration of gastric endocrine cells in the stomach gland patch of the koala, *Phascolarctos cinereus*. *Anat Anz*, 163(4): 311-318.
- Yamada J, Li BR, Deng ZP, Kitamura N, Yamashita T e Phillips CJ. 1988. An immunohistochemical study of gut endocrine cells in two species of insectivorous vespertilinid bats (Chiroptera: *Pipistrellus abramus* and *Plecotus auritus sacrimontis*). *Gegenbaurs Morphol Jahrb*, 134: 79-91.
- Yamada J, Richardson KC, Wooler RD. 1989. An immunohistochemical study of gastrointestinal endocrine cells of nectarivorous marsupial, the honey possum (*Tarsipes rostratus*). *J Anat*, 162: 157-168.
- Zortéa M, Mendes SL. 1993. Folivory in the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae), in eastern Brazil. *J Trop Ecol*, 9: 117-120.
- Zortéa M. 1993. Folivory in *Platyrrhinus (Vampyrops) lineatus*. *Bat Res News*, 34: 59-60.

APÊNDICE

Lista dos espécimes utilizados (5 subfamílias, 12 gêneros, n=80).

Subfamília Desmodontinae:

Desmodus – Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) – [MN59710♀, 59711♂, 59743♀, 59766♂, 59778♀, 59823♀, 59830♂]; Serra da Bodoquena, Bonito (MS) – [MN56164♂].

Diaemus – Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) – [MN59753♀, 59828♂, 59833♀].

Subfamília Glossophaginae:

Glossophaga – Serra da Bodoquena, Bonito (MS) – [MN56156♂, 56157♀, 56161♀, 56278♂, 56306♀, 56314♂, 56322♂, 56333♀]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) - [MN 59758♂].

Anoura – Serra da Bodoquena, Bonito (MS) – [MN56327♀, 56339♀]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) - [MN59729♂, 59740♂, 59780♂, 59781♂, 59808♀].

Subfamília Phyllostominae:

Mimon – Serra da Mesa (GO) – [MN36387♀, 36684♂, 36872♀]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) [MN59692♂, 59718♀].

Phyllostomus – Serra da Bodoquena, Município de Bonito (MS) [MN56210♀, 56235♀, 56236♂; 56237♂; 56638♀]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) [MN59715♀]; Restinga de Itapebossus, Rio das Ostras (RJ) [MN59835♀].

Chrotopterus – Rio São Francisco (BA) – [MN6536♀]; sem procedência - [MN46484♀]; Serra da Bodoquena, Município de Bonito (MS) – [MN56248♀].

Subfamília Carolliinae:

Carollia – Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) [MN59690♀, 59696♂, 59732♂, 59738♀, 59739♂, 59747♀, 59767♀, 59769♀]. Serra da Bodoquena, Município de Bonito (MS) – [MN56165♀, 56166♂, 56324♂].

Subfamília Stenodermatinae:

Artibeus – Serra da Bodoquena, Bonito (MS) - [MN56303♀, 56321♀, 56330♂, 56341♂]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) - [MN59706♂, 59826♀];

Platyrrhinus – Serra da Bodoquena, Bonito (MS) – [MN56181♂, 56299♀, 56301♀, 56325♀, 56329♂, 56338♂].

Uroderma – Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) [MN 59707♂, 59708♂, 59740♂, 59773♂, 59821♀].

Sturnira – Serra da Bodoquena, Bonito (MS) - [MN56194♀]; Fazenda Providência, Município de Carmo (RJ) – [MN59697♂, 59716♀, 59748♀, 59749♀, 59750♀, 59755♀, 59761♂, 59768♀, 59772♂].